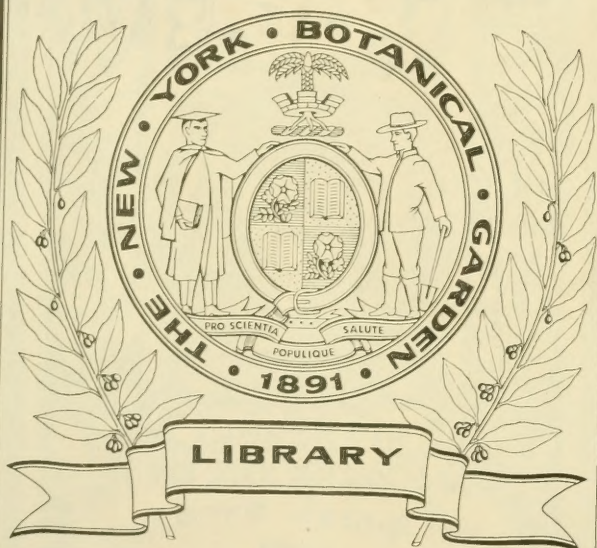






XM  
.03

v. 24  
1921













134

**ZEITSCHRIFT**  
**FÜR**  
**INDUKTIVE ABSTAMMUNGS-**  
**UND**  
**VERERBUNGSLEHRE**

---

HERAUSGEGEBEN VON

**E. BAUR** (BERLIN), **C. CORRENS** (DAHLEM-BERLIN), **V. HAECKER** (HALLE),  
**G. STEINMANN** (BONN), **R. v. WETTSTEIN** (WIEN)

REDIGIERT VON

**E. BAUR** (BERLIN)

XXIV. Band

---

LEIPZIG

VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER

1921







**ZEITSCHRIFT**  
**FÜR**  
**INDUKTIVE ABSTAMMUNGS-**  
**UND**  
**VERERBUNGSLEHRE**

---

HERAUSGEGEBEN VON

**E. BAUR** (BERLIN), **C. CORRENS** (DAHLEM-BERLIN), **V. HAECKER** (HALLE),  
**G. STEINMANN** (BONN), **R. v. WETTSTEIN** (WIEN)

REDIGIERT VON

**E. BAUR** (BERLIN)

XXIV. Band

---

**LEIPZIG**  
**VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER**  
1921



---

Alle Rechte vorbehalten

---



# Inhalt

## I. Abhandlungen

	Seite
Alverdes, Friedrich, Die Vererbung von Abnormitäten bei Cyclops . . .	211—278
Boedijn, K., Die Chromosomen von <i>Oenothera Lamarckiana</i> , mut. Simplex. (Mit Tafel 1) . . . . .	71—76
Jollos, Victor, Experimentelle Vererbungsstudien an Infusorien . . . .	77—97
Kappert, H., Untersuchungen über den Merkmalskomplex glatte-runzlige Samenoberfläche bei der Erbse . . . . .	185—210
Krüger, Paul, Studien an Cirripeden. (Hierzu Taf. 2—6) . . . . .	105—158
Study, E., Eine lamareckistische Kritik des Darwinismus . . . . .	33—70
Winge, Ö., Über die Vererbung der Haarfarbe der Pferde . . . . .	1—32

## II. Kleinere Mitteilungen

Frimmel, F., Notiz über Dominanzverhältnisse bei Fuchsienbastarden . .	279—281
Huene, Friedrich von, Stammesgeschichtliche Untersuchungen an Trias- Reptilien. (Hierzu Taf. 7) . . . . .	159—163
Huene, Friedrich von, Sclerosaurus und seine Beziehungen zu anderen Cotylosauriern und zu den Schildkröten . . . . .	163—166

## III. Sammelreferate

Alverdes, Friedrich, Rassenstudien an Fischen aus dem Carlsberg-Labo- ratorium in Kopenhagen . . . . .	167—169
Walther, Ad. R., Sammelreferat, betreffend einige neuere Arbeiten über die Vererbung quantitativer Eigenschaften . . . . .	282—289

## IV. Referate

Allen, Ch. E., A chromosome difference correlated with sex differences in Sphaerocarpus (Tischler) . . . . .	182
— The basis of sex inheritance in Sphaerocarpus (Tischler) . . . . .	182
Cushing, M., Hereditary ankylosis of the proximal phalangeal joints (sympalangism) . . . . .	104
Dahlgren, K. V. O., Erblchkeitsversuche mit einer dekandrischen <i>Capsella</i> <i>Bursa Pastoris</i> (L.) (Rasmuson) . . . . .	178
Gassul, Dr. R., Eine durch Generationen prävalierende symmetrische Finger- kontraktur (Siemens) . . . . .	103
— Nachtrag zu meiner Mitteilung „Eine durch Generationen präva- lierende symmetrische Fingerkontraktur“ (Siemens) . . . . .	103
Herbst, K., Beiträge zur Entwicklungsphysiologie der Färbung und Zeichnung der Tiere. 1. Der Einfluß gelber, weißer und schwarzer Umgebung auf die Zeichnung von <i>Salamandra maculosa</i> (Schleip) . . . . .	101



<b>Hildén, K.</b> , Anthropologische Untersuchungen über die Eingeborenen des russischen Altai (Lenz) . . . . .	Seite 295
<b>Hofsten, Nils von</b> , Ärtflighetslära (Heribert-Nilsson) . . . . .	98
<b>Kajanus, B.</b> , Über eine Kreuzung zwischen zwei Typen von Sommerweizen (Rasmuson) . . . . .	178
<b>Kuiper, K.</b> , Onderzoekingen over kleur en teekening by runderen (Walther) . . . . .	292
<b>Kuwada, Yoshinari</b> , 1919, Die Chromosomenzahl von Zea Mays L. (Tischler) . . . . .	294
<b>Little, C. C.</b> , A Note on the Human Sex Ratio (Walther) . . . . .	296
<b>Nachtsheim, Hans</b> , 1919, Zytologische und experimentelle Untersuchungen über die Geschlechtsbestimmung bei Dinophilus apatris Korsch. (Seiler) . . . . .	290
<b>Rosenberg, O.</b> , Chromosomenzahlen und Chromosomendimensionen in der Gattung Crepis (Tischler) . . . . .	294
<b>Roux, W.</b> , Über die bei der Vererbung von Variationen anzunehmenden Vorgänge, nebst einer Einschaltung über die Hauptarten des Entwicklungsgeschehens (Brüel) . . . . .	291
<b>Sakamura, T.</b> , 1920, Experimentelle Studien über die Zell- und Kernzellteilung mit besonderer Rücksicht auf Form, Größe und Zahl der Chromosomen (Tischler) . . . . .	183
<b>Schacke, M. A. Miss.</b> , A chromosome difference between the sexes of Sphaerocarpus texanus (Tischler) . . . . .	183
<b>Schallmayer, Dr. Wilhelm</b> , Vererbung und Auslese (Lenz) . . . . .	297
<b>Schmidt, Johs.</b> , Undersøgelser over Humle (Humulus Lupulus L.) XI. Kan to Kloner adskilles ved Antallet af Løvbladenes Takker? (Können zwei Klone durch die Anzahl der Zacken der Laubblätter unterschieden werden?) (Ellinger) . . . . .	101
<b>de Vries, H.</b> , Mass mutations and twin hybrids of Oenothera grandiflora Ait. (Renner) . . . . .	175
— Mutations of Oenothera suaveolens Desf. (Renner) . . . . .	172
— New dimorphic mutants of the Oenotheras (Renner) . . . . .	170
— Phylogenetische und gruppenweise Artbildung (Renner) . . . . .	175
— Über monohybride Mutationen (Renner) . . . . .	172
<b>White, O. E.</b> , Inheritance studies in Pisum I (Schiemann) . . . . .	98
— II. 1917. The present state of knowledge and variation in peas (Schiemann) . . . . .	98
— III. 1918. The inheritance of height in Peas (Schiemann) . . . . .	98
— Interrelations of the genetic factors in Pisum (Schiemann) . . . . .	98
<b>Winge, Ö.</b> , On the relation between number of chromosomes and number of types, in Lathyrus especially (Tischler) . . . . .	182
<b>Woltereck, Rich.</b> , Variation und Artbildung. Analytische und experimentelle Untersuchungen an pelagischen Daphniden und anderen Cladoceren. Erster Teil: Morphologische, entwicklungsgeschichtliche und physiologische Variations-Analyse (Kuttner) . . . . .	179
<b>Zweig, Dr. Ludwig</b> , Über einen Fall von Epidermolysis bullosa hereditaria (Siemens) . . . . .	104



LIBRARY  
NEW YORK  
BOTANICAL  
GARDEN

# Über die Vererbung der Haarfarbe der Pferde.

Von **Ö. Winge**, Carlsberg Laboratorium, Kopenhagen.

(Eingegangen am 26. November 1919.)

## Inhaltsverzeichnis.

	Seite
1. Einleitung . . . . .	1
2. Die Haarfarben der jütländischen Pferderasse . . . . .	3
3. Bisherige Anschauungen . . . . .	5
4. Eigene Untersuchungen . . . . .	9
a) Fuchsfarbige, braune und schwarze Pferde . . . . .	9
b) Geschimmelte und gescheckte Pferde . . . . .	22
5. Besprechung der Ergebnisse . . . . .	25
6. Zusammenfassung . . . . .	31
Literatur . . . . .	32

## 1. Einleitung.

Obwohl schon zahlreiche Untersuchungen über die Farbenvererbung bei Pferden vorgenommen worden sind und obgleich viel darüber veröffentlicht worden ist, ist es bisher noch nicht gelungen die Verhältnisse ganz klar zu legen.

Schon aus den achtziger Jahren des vorigen Jahrhunderts liegen sorgfältige Arbeiten vor, namentlich von Crampe, und seither haben in dem jetzigen Jahrhundert eine große Zahl von Forschern, so Pearson, Hurst, Kiesel, James Wilson, Max Müller, Sturtevant, Robertson, Bunsow, Thomann, Ad. R. Walther und Wentworth sich mit dieser Frage beschäftigt und haben mehr oder weniger wertvolle Beiträge zu ihrer Lösung gegeben. Arnold Lang beschäftigt sich in seinem Handbuch „Die experimentelle Vererbungslehre in der Zoologie seit 1900“ (Jena 1914) so eingehend mit diesen Arbeiten,

SEP 26 1921



indem er die Ergebnisse jedes einzelnen Forschers berichtet, daß ich es unnötig finde, sie hier noch einmal besonders zu besprechen. In dem Folgenden werde ich mich darauf beschränken, die bisher vorliegenden Hauptergebnisse zu nennen, und im übrigen will ich Gewicht auf die Ergebnisse legen, zu denen meine eigenen Studien mich geführt haben, und die zeigen, daß die Sachlage weniger verwickelt ist, als man bisher zu glauben geneigt war — ja sogar so einfach, daß für die Erblichkeitsverhältnisse der wichtigsten Pferdefarben die allereinfachsten Erblichkeitsregeln gelten.

Ebenso wie alle früheren Forscher habe ich auf das „Experiment“ insofern verzichten müssen, als ich nur die schon fertig vorliegenden in den Stammbüchern niedergeschriebenen Ergebnisse Anderer benutzen konnte. Hat das Experiment gegenüber dem schon fertig gebucht vorliegenden Stammbuchmaterial den großen Vorteil, daß es dem Untersucher freie Hand läßt bei der Wahl der gewünschten Paarungen, und daß es ihm die Möglichkeit gibt, eine uneingeschränkte Garantie für die Richtigkeit seiner Ergebnisse zu übernehmen, so haben demgegenüber die Stammbücher den Vorteil, daß sie ein ungeheuer großes Material enthalten, wie man es selbst sich nicht würde schaffen können, und daß das Material beinahe fertig zur Bearbeitung vorliegt. Im übrigen hängt freilich der Wert des Stammbuchmaterials ganz ab von der Genauigkeit, mit der die Stammbücher geführt sind.

Als ich diese Untersuchungen über die jütländische Pferderasse begann, hegte ich einige Zweifel daran, ob die Stammbücher, die man hier zu Lande geführt hatte, genügend genau wären, um sie mit Erfolg für wissenschaftliche Zwecke benutzen zu können. — Zu meiner freudigen Überraschung war dieser Zweifel unbegründet und später, in dem Maße wie die Arbeit fortschritt, wurde es mir klar, daß der Verfasser dieser Stammbücher, Staatskonsulent J. Jensen, in ganz erstaunlichem Grade Fehler, Verwechselungen und andere Unregelmäßigkeiten vermieden hatte, welche sich bei einer solchen compilatorischen Arbeit sehr leicht einschleichen. Ich danke auch an dieser Stelle Herrn Staatskonsulent Jensen für die Mitteilungen, die er mir über die Stammbücher und über die Pferdefarben gemacht hat. Auch Fräulein Jeanne B. Möller, Herr stud. mag. M. Hansen und stud. mag. Bengt Dahl, die mich bei den statistischen Arbeiten unterstützt haben, sowie Herrn Premierleutnant F. Lange, der mir bei der Prüfung der Richtigkeit meiner Theorie behilflich war, spreche ich hiermit meinen besten Dank aus. Endlich ist es mir eine angenehme Pflicht aus-

zusprechen, daß es mir nur dank der Unterstützung durch den Carlsberg Fond möglich gewesen ist, meine Untersuchungen durchzuführen.

## 2. Die Haarfarben der jütländischen Pferderasse.

In der jütländischen Pferderasse, der am meisten verbreiteten schweren Rasse in Dänemark, trifft man im wesentlichen die gleichen Farben, welche auch in den Nachbarländern kennzeichnend sind. In der Hauptsache kommen fuchsfarbene, braune und schwarze Pferde, eine Anzahl Schimmel, einige wenige Schecken, und ganz vereinzelte isabellfarbene und weiße Pferde vor. Was uns am meisten interessiert, sind die Erblichkeitsverhältnisse der drei erstgenannten Hauptfarben, dagegen wollen wir absehen von Einzelheiten, wie den weißen Abzeichen, oder den feineren Abstufungen innerhalb der drei Hauptfarben. Daß dies möglich ist, wird sich mit dem Folgenden ergeben.

Das fuchsfarbige Pferd (Chestnut) ist gelbbraun oder rotbraun bis kastanienbraun, selten dunkler. Mähne und Schwanz können von heller und dunkler Färbung sein, sind aber niemals schwarz.

Das braune Pferd kann heller braun (hellbraun, bay) oder dunkler braun (dunkelbraun, brown) bis schwarzbraun sein. Rotbraune Individuen, deren Gesamtfärbung an die fuchsfarbigem erinnert, unterscheiden sich von diesen dadurch, daß Schwanz, Mähne und Ohrenspitzen sowie die Vorderbeine bis zum Knie und die Hinterbeine bis über die Ferse schwarz sind.

Das schwarze Pferd (Rappe) ist ganz schwarz gefärbt. Ganz dunkelbraune (schwarzbraune) Pferde unterscheiden sich von den schwarzen dadurch, daß bei ihnen mindestens die Nasenflügel braun sind.

Werden die Haare der verschieden gefärbten Pferde unter dem Mikroskop untersucht, so soll man nach Wentworth (1914) folgendes beobachten können (S. 10):

„Under both low and high power red pigment granules may be discerned in the sorrel, chestnut, bay or red roan hairs. The granules are sharply distinct and typical in form but there seems also to be a diffuse red, slightly lighter in tinge, distributed quite evenly throughout the cortical layer. This is entirely separate from the effects of spherical aberration, and is quite evidently a basal ground-pigment found in all but white or albino hairs. — Black pigment granules rather larger, coarser and more frequently clustered appear in the black horse. The are so numerous and typical that they quite obscure the red ground pigment.“



So einfach wie Wentworth die Sache darstellt, ist sie aber kaum, wenigstens nicht bei der jütländischen Rasse. Eine mikroskopische Untersuchung zeigt zwar deutlich das Vorhandensein von Pigmentkörnern in den Haaren, aber es ist wenigstens nach meiner Erfahrung unmöglich, durch eine Untersuchung des Haarpigments zu unterscheiden ob es sich um ein Haar von einem fuchsfarbenen, braunen oder schwarzen Pferd handelt. Die Sachlage ist folgende:

Die Rinde des fuchsfarbigten Haares zeigt gewöhnlich eine gelbliche Grundfarbe die darauf beruht, daß ein gelbroter Farbstoff in gleichmäßiger Verteilung vorhanden ist. Auf dem gelblichen Grund beobachtet man eine große Menge feiner gelbbrauner etwa  $1\mu$  große Granula, welche oft in Reihe angeordnet sind, oder in länglichen Gruppen zusammenliegen.

Das braune Haar hat eine hellere beinahe ungefärbte Grundsubstanz, in welcher die bräunlichen Pigmentkörner scharf hervortreten. Ihre Verteilung scheint etwas mehr gleichmäßig, ihre Anordnung in Gruppen ist kaum so ausgesprochen, wie bei den Pigmentkörnern des roten Haares, jedenfalls finden sich viele Körner gleichmäßig ausgebreitet.

Das schwarze Haar zeigt dunkelbraune Pigmentkörner auf einem hellen Grund. Die Körner sitzen hier zum Teil sehr einheitlich verteilt und kontrastieren scharf gegen den beinah farblosen Grund.

Kurz gesagt, je dunkler die Haare sind, desto schärfer treten die Pigmentkörner hervor und desto gleichmäßiger scheinen sie verteilt. Je heller die Haare sind, desto weniger kontrastieren die Pigmentkörner gegen den Grund.

Ich habe im Vorstehenden ausdrücklich die Färbungen der Einzelhaare fuchsfarbig, braun und schwarz besprochen und nicht die Gesamthaarfärbungen bei fuchsfarbenen, braunen oder schwarzen Pferden. Bei dem einzelnen Pferd variiert nämlich die Haarfarbe ganz bedeutend. Ein fuchsfarbiges Pferd hat oft eine recht große Anzahl dunkler Haare im Schwanz, und diese Haare können bei unmittelbarer Betrachtung und ebenso unter dem Mikroskop ganz das gleiche Aussehen haben wie die Schwanzhaare bei einem schwarzen oder braunen Pferd. Und die Haarfarbe eines fuchsfarbenen Pferdes kann auf der Kruppe oft dunkler und mehr bräunlich sein, als die eines braunen Pferdes. Es ist mir wiederholt begegnet, daß die Leute das bezweifelt haben, aber man überzeugt sich leicht davon, indem man Haarproben von fuchsfarbenen sowie von braunen Pferden einsammelt und sie dann nebeneinander legt. Ein braunes Pferd kann auf der Kruppe Haare haben, die viel aus-

gesprochener fuchsfarbig sind als die eines damit verglichenen fuchsfarbenen Pferdes. Wie schon gesagt liegt der Unterschied zwischen dem braunen und fuchsfarbenen Pferd nicht unmittelbar in der Gesamtfärbung sondern in der Farbe der Mähne, des Schwanzes und der Beine, die bei den erstgenannten schwarz ist, wenn auch oft mit einem rötlichen Schimmer. Dieser gleiche rötliche Schimmer kann gelegentlich auch beobachtet werden im Schwanzhaar schwarzer Pferde.

Wie der Widerspruch zwischen den Beobachtungen Wentworths und mir über das Aussehen des Pigments aufgeklärt werden kann, weiß ich nicht.

Nach meinen eigenen Untersuchungen muß ich vermuten, daß außer einem gelben Grundpigment, das bei schwarzem und braunem Haar nur schwach, deutlicher aber in fuchsfarbenem Haar sichtbar ist, nur eine Art von Pigment vorhanden ist, welches bei hellerem oder dunklerem Haar einen verhältnismäßig helleren oder dunkleren Ton annimmt. Ein besonders schwarzes Pigment habe ich nicht finden können.

### 3. Bisherige Anschauungen.

Schon in den achtziger Jahren hatte Crampe (nach Lang l. c. S. 747) herausgefunden, daß:

1. Füchse zeugen miteinander Fuchsfüllen, darunter stichelhaarige Füchse und Fuchsschimmel.
2. Rappen zeugen sowohl Rappen- als Fuchsfüllen, ebenso wie stichelhaarige Füllen und Schimmel mit diesen Farben.
3. Braune Pferde miteinander gepaart bekommen Füllen von allen Farben.

Die Regel, daß Fuchs gepaart mit Fuchs stets fuchsfarbige, niemals braune oder schwarze Fohlen gibt, und daß schwarz gepaart mit schwarz immer nur schwarze oder rote, niemals aber braune Fohlen gibt, hat sich später sehr oft bestätigt, wenn auch die Stammbücher, wohl sicher auf Grund von falschen Eintragungen, seltene Ausnahmen hievon zu zeigen scheinen.

Von den verschiedenen neueren Biologen, die sich mit den Pferdefarben beschäftigt haben, um die Mendelsche Spaltungsregel herauszufinden, von der man glaubte, daß sie für die Vererbung der Pferdefarbe gelten mußte, hat Sturtevant (1912) die Gegenwart folgender Faktoren angenommen.



1. **C** Faktor für fuchsrot, der hypostatisch gegenüber allen Farbfaktoren ist, und der homozygotisch bei allen Tieren vorhanden ist, die nicht Albinos sind.

2. **H** Faktor für schwarz.

3. **B** Faktor für braun.

4. **G** Faktor für Grauschimmel. Grauschimmel werden im Alter weißlich.

5. **R** Faktor für Dauerschimmel.

Ohne daß wir auf Einzelheiten einzugehen brauchen, muß die Theorie verlassen werden, schon aus dem Grund, daß ein **CH**-Individuum, da **C** als hypostatisch gegenüber **H** angegeben wird, schwarz sein müßte. Nichts destoweniger muß Sturtevant, da fuchsfarbig  $\times$  schwarz oft braun gibt, annehmen, daß **CH**-Individuen braun sind.

James Wilson (1910) hatte in Übereinstimmung hiermit und dementsprechend ebenso falsch geglaubt, feststellen zu können, daß braun sei epistatisch gegenüber schwarz, und schwarz gegenüber fuchsfarben (Chestnut).

Ad. R. Walther (1911, 1912) glaubte folgende Faktorenpaare zu finden:

Die mit großem Buchstaben bezeichneten Faktoren dominieren.

1. Paar (Grundpigment)	<b>A.</b> Gelbes Grundpigment, Isabelle oder Hermelin, Isabelle aux crins blancs, Creamcolour	<b>a.</b> Rotes Grundpigment, Fuchs, Alezan, Chestnut
2. Paar (Epistatisch zu 1)	<b>B.</b> Schwarzes Pigment, macht aus Isabelle Falb, (Isabelle aux crins noirs, Dun) und aus Fuchsrot Braun (Bai, Bay and Brown)	<b>b.</b> Fehlen des schwarzen Pigmentes
3. Paar	<b>C.</b> Braunzeichnung (dominant? unvollständig dominant?). Das schwarze Pigment tritt den Körper nur teilweise bedeckend auf	<b>c.</b> Rappzeichnung, das schwarze Pigment tritt den Körper völlig bedeckend auf
4. Paar (Epistatisch zu 1 und 2)	<b>D.</b> Schimmelzeichnung, auf pigmentierter Haut stehen zwischen den pig- mentierten Haaren unter- mischt weiße Haare	<b>d.</b> Fehlen der Schimmelzeichnung, d. h. der weißen Haare

5. Paar (Epistatisch zu 1: 2 und 3)	<b>E.</b> Scheckzeichnung, stellenweise auf unpigmen- tierter Haut unpigmentierte Haare	<b>e.</b> Fehlen der Scheck- zeichnung. Solche unpig- mentierte Haut- und Pelz- stellen fehlen
6. Paar (Epistatisch zu 1, 2 und 3)	<b>F.</b> Schabrackenscheckung. Tigerung.	<b>f.</b> Fehlen der Scha- brackenscheckung oder Tigerung.

Wie daraus hervorgeht, hat Walther keinen Faktor für braune Farbe, indem er braun für eine Vermischung von schwarz und rot annimmt. Auf der anderen Seite hat er seine Zuflucht zur Annahme eines Lokalisationsfaktors **C** genommen, entsprechend dem von Castle für die Nager aufgestellten, dessen Vorhandensein schwarze Pferde zu braunen macht, indem die schwarze Farbe eingeschränkt wird auf Schwanz, Mähne und Beine. — Walthers Theorie ist sinnreich aufgebaut, aber bei ihrer Benutzung stößt man doch auf Widersprüche. Schwarz  $\times$  fuchsfarben gibt in der Praxis gewöhnlich eine große Menge brauner Nachkommen. Da braune Individuen nach Walther immer den Lokalisationsfaktor **C** enthalten, müssen a priori entweder die schwarzen oder die roten Eltern sehr häufig diesen Faktor wenigstens heterozygotisch enthalten. Die schwarzen können das jedoch nicht sein, da falls im übrigen schwarze Tiere den Faktor **C** enthalten, sie dadurch braun werden. Also bleibt nach Walthers Theorie nur die Möglichkeit übrig, daß die fuchsfarbigten Pferde sehr oft, ja sogar der Regel nach, diesen bei ihnen unsichtbaren Faktor **C** enthalten. — Aus Walthers Arbeit geht nicht hervor, worauf übrigens schon Lang aufmerksam gemacht hat, wie Individuen von der Formel **aa BB cc** oder **aa Bb cc** aussehen. Ich bin jedoch nicht im Zweifel, daß Walther diese Tiere als schwarz angeben will, obwohl wie er übrigens an einer anderen Stelle selbst ausspricht, schwarze Individuen mindestens einmal **A** und einmal **B** und stets **cc** enthalten. Diese Annahme ist ebenfalls die einzige, die mit der praktischen Erfahrung stimmen kann, denn schwarze Pferde enthalten überhaupt selten den Isabellefaktor **A**.

Walthers Theorie ist insofern von großem Interesse, als sie ein typisches Beispiel einer verschnörkelten Theorie darstellt, die, so unwahrscheinlich sie sich anhört, doch nicht ganz widerlegt werden kann. Wie ich gleich zeigen werde, ist es im wesentlichen Walthers Erklärung der Wirkungsweise seiner Faktoren, die unannehmbar ist.

In neueren Veröffentlichungen aus dem Gebiet der Vererbungsforschung sieht man mendelnde Faktoren aufgestellt, welche höchst



eigentümlich wirken, in dem sie bald andere Faktoren hindern, bald hemmen, bald verstärken. Es ist meine Überzeugung, daß in vielen Fällen, wenn auch gewiß nicht in allen, es möglich wäre, die aufgestellten Theorien dadurch zu verschönern, daß man sie weniger verwickelt macht. Schon die Bezeichnungsweise der Wirkung der Faktoren ist eine ganz wichtige Sache. Es ist nicht gleich leicht faßlich, wenn z. B. das Eigenschaftspaar: glatt-behaart dadurch bezeichnet wird, daß ein gegebener Faktor A „nackte Epidermis bewirkt“ oder aber daß er „Behaarung auf der Epidermis verhindert“. Es kommt nicht bloß darauf an, daß die Formulierung logisch ist. Es ist ja gewiß ebenso logisch richtig zu sagen: „A verhindert das Fehlen des Mangels an Haaren“, aber diese Ausdrucksweise ist unnötig gedankenverwirrend. — Daß Walthers Theorie in einem gewissen Grad unter solcher Schwerverständlichkeit leidet, werde ich gleich nachher zeigen. Zunächst soll bloß noch die von Wentworth (1914) besprochen werden. Der Verfasser rechnet mit folgenden Faktoren:

- C — der Faktor für das rote oder gelbe Grundpigment.
- H — der Faktor für das schwarze Pigment, epistatisch zu C.
- B — ein Lokalisationsfaktor; er beschränkt die Bildung des schwarzen Pigmentes auf die Augen, die Mähne, den Schweif und den unteren Teil der Beine.
- G — Faktor für gewöhnliches Schimmelhaar (Gray), ist epistatisch zu Fuchsrot, Braun und Dun, nicht zu den Faktoren D und B.
- R — Faktor für Roan (Rotschimmelung, Blauschimmelung, d. h. Dauerschimmelung). Dominiert über alle anderen Pigmentfaktoren und ist von der Farbe unabhängig. Rotschimmel sind wahrscheinlich hellbraune und Blauschimmel schwarze Pferde mit dem Roanfaktor R.
- D — Faktor für Apfelung (Dappling). Besonders beim gewöhnlichen Grauschimmel.
- S — Faktor für die Abzeichen (Blesse oder Sterne im Gesicht, weiße Füße).
- P — Faktor für Scheckigkeit, Walthers Schabrackenscheckung (Piebald und Skewbald Markings).
- M — Faktor für hell cremefarbiges Mähnen- und Schwanzhaar (Light creamy yellow Mane and Tail).
- I — Ein dominanter Vedünnungsfaktor; i — intensive Pigmentierung. I macht schwarz zu mäusefarbig (Mouse),

Wie daraus hervorgeht, sind die Faktoren von Wentworth im wesentlichen die gleichen wie Walthers, jedoch nimmt er nicht wie dieser an, daß fuchsrote Farbe das Allelomorph für die Isabellafarbe ist. Fuchsfarbig wird als besonderer Faktor **C** aufgestellt. Da indessen **C** immer homozygotisch vorhanden ist, muß es ganz außerhalb der Betrachtung gelassen werden. Wenn dieser Faktor wie bei Walther in das Schema mit hineingenommen wird, muß gleichzeitig Rechenschaft dafür gegeben werden, wie Individuen mit **cHb** oder mit **cHB** aussehen. **chb** sind wohl Albinos, aber die Existenz der zwei zuerst genannten Sorten von Tieren kennt man sicher nicht.

Es ist nicht richtig, wenn Wentworth (und übrigens auch Lang) sagt, daß seine Theorie die erste sei, welche erklären kann, weshalb soviele braune Tiere aus der Kreuzung schwarz  $\times$  fuchsfarbig hervorgehen, denn schon Walther, der den Lokalisationsfaktor einführte, konnte damit das Phänomen erklären, indem er annahm, daß die fuchsfarbigten Pferde diesen Lokalisationsfaktor kryptomer enthalten.

Die Arbeit von Wentworth bedeutet wohl Fortschritte gegenüber Walther. Die neuen Faktoren, die er einführt, **D** für Apfelungen (dappling pattern), **S** für Abzeichen, d. h. Blesse oder Stern im Gesicht oder weiße Füße, **I** einen Verdünnungsfaktor usw. sind aber noch so unzulänglich untersucht, daß überhaupt nichts über ihren Wert gesagt werden kann.

## 4. Eigene Untersuchungen.

### a) Fuchsfarbige, braune und schwarze Pferde.

Die Theorie, die ich anstatt der bisher besprochenen für die Vererbungsverhältnisse der fuchsfarbigten, braunen und schwarzen Pferde — die selteneren Farben werde ich erst später berühren — aufstelle, ist sehr einfach.

Abgesehen von dem Erbmaterial, das allen Pferden gemeinsam ist, welche keine Albinos sind, ziehe ich nur zwei spaltende Grundunterschiede oder Faktorenpaare in Betracht:

**R** ist der Faktor für fuchsrot, **r** Fehlen dieses Faktors<sup>1)</sup>.

**S** ist der Faktor für schwarz, **s** Fehlen dieses Faktors.

---

Der Klarheit wegen anwende ich hier die „Präsenz-Absenz-Theorie“. Natürlich kann man auch **r** einen Faktor (Allelomorph **R**) bedeuten lassen. Das spielt ja hier keine Rolle, wenn man nicht mit multiplen Allelomorphen arbeitet.



Es gibt also folgende vier Sorten von Gameten:

$$RS - Rs - rS - rs$$

und die folgenden diploiden Kombinationen können hiervon gebildet werden:

<b>RRss</b>	} die alle fuchsfarbig sind,	<b>RRSS</b>	} die alle braun sind,	<b>rrSS</b>	} die beide schwarz sind.
<b>Rsss</b>		<b>RRSs</b>		<b>rrSs</b>	
<b>rrss</b>		<b>RrSS</b>		<b>rrss</b>	

Die Formeln, welche sowohl **R** wie **S** (einfach oder doppelt) enthalten, stellen braune Tiere dar. Indem eine intermediäre Farbe zwischen fuchsfarbig und schwarz entsteht. Formeln, die nur **S** enthalten, bezeichnen schwarze Tiere, und solche, die nur **R** enthalten, fuchsfarbige Tiere. Die ganz rezessive Formel **rrss** läßt die rezessive Grundfarbe sichtbar werden, und die ist ebenfalls fuchsfarbig. Es ist also der Unterschied zwischen der ebenfalls fuchsfarbigem Grundfarbe und der eigentlichen Fuchsfarbe der, daß die erstgenannte gegenüber schwarz ganz rezessiv ist, während die letztgenannte sich mit schwarz zu der Mittelfarbe braun mischt. Wie schon gesagt, sind jedoch braune Pferde nicht einheitlich braun, indem das schwarze Element nur in Schwanz, Mähne und in den Beinen deutlich sichtbar wird.

Es gibt darnach vier Arten braune, 3 Arten fuchsfarbige und zwei Arten schwarze Pferde, die wir in folgendem näher betrachten wollen.

Um zunächst zu kontrollieren, ob die Theorie mit den gewöhnlichen, wohlbekannten Hauptregeln stimmt, so ist leicht zu sehen:

1. Fuchs  $\times$  Fuchs gibt nur Fuchsfohlen, indem der Faktor **S** bei einer derartigen Paarung niemals hineingebracht wird. Bei der statistischen Durchzählung der Füllen<sup>1)</sup>, die aus zwei Fuchsalten gefallen sind, zeigt es sich, daß 2480 Paarungen von Fuchs  $\times$  Fuchs nach den Stammbüchern 2473 Fuchsfüllen, 7 braune und keine schwarze gegeben haben. Zweifellos sind die 7 braunen auf Falschbenennungen oder auf ungenaue Buchführungen zurückzuführen. Ich bemerke so, daß unter diesen 7 Tieren zwei „kupferbraune“ und ein „rotbraunes“ Füllen sind, unter welcher Bezeichnung sich sicher richtige Füchse verbergen. Dies ist umsomehr wahrscheinlich, als diese beiden obengenannten Farbenbezeichnungen im ganzen genommen, nur selten in Stammbüchern angewendet werden. Drei davon werden einfach als „braun“ bezeichnet und eins als „dunkelbraun“, aber dieses letzte, welches, wie gesagt.

<sup>1)</sup> „Füllen“ bedeutet hier und in folgendem nur „Nachkommen“, die registrierten Tiere sind alle ausgewachsen.

Fuchseltern hat, hat nach den Stammbüchern eine Vollschwester, welche hellfuchsfarbig gefärbt ist.

2. Schwarz  $\times$  schwarz kann, wie man sieht, nur schwarze und fuchsfarbige Tiere geben. Die Letztgenannten haben dann alle die Formel **rr ss**. Braune Tiere können nicht entstehen, weil der Faktor **R**, der sich in allen braunen Tieren findet, bei den schwarzen fehlt und so keinesfalls in der Nachkommenschaft von schwarzen Tieren auftreten kann.

Die Zusammenstellung in den Stammbüchern zeigt, daß aus 154 Paarungen aus schwarz  $\times$  schwarz 133 schwarze und 21 fuchsfarbige und keine braune Füllen gefallen sind.

3. Braun  $\times$  braun wird nach der Theorie Nachkommenschaft von allen drei Hauptfarben geben können, weil die Eltern hier sowohl **R** wie **S** enthalten, zum Teil aber nur den einen oder auch beide Faktoren heterozygotisch.

Die Zählung ergibt, daß aus 2008 braunen Elternpaaren 396 fuchsfarbige, 1480 braune und 132 schwarze Füllen gefallen sind.

Hinsichtlich der allgemeinen Hauptregeln besteht also volle Übereinstimmung zwischen Theorie und Praxis. Aber natürlich muß die Theorie noch eine nähere Prüfung bestehen, ehe sie als gültig angenommen werden kann. Ich setze deshalb im folgenden zu diesem Zweck die Reihe der Beweise fort.

4. Braune Pferde von der Formel **RRSS** müssen notwendig sowohl einen **R**- und einen **S**-Faktor auf alle ihre Nachkommen übertragen, welche deshalb in allen Fällen braun sein müssen. Tiere von dieser Formel müssen, wie wohl leicht eingesehen werden kann, zwei braune Eltern gehabt haben.

Es ist gelungen, in den Stammbüchern mehrere derartige Hengste nachzuweisen, während Stuten, die ja nur ein wenig zahlreiche Nachkommenschaft ergeben, schwieriger zu analysieren sind.

Der jütländische Hengst 295 Nobel, der mittelbraun und ohne Abzeichen war, hatte diese Formel. Seine beiden Eltern waren braun, nämlich eine mittelbraune Stute und der braune Hengst 160 Gammel Ballehingst. In den Stammbüchern sind 52 Fälle aufgezählt, welche von dem Hengst 295 Nobel abstammen. Sie sind alle braun.

Mit 11 schwarzen Stuten gab er  $\left\{ \begin{array}{l} 5 \text{ braune Füllen.} \\ 6 \text{ dunkelbraune bis schwarze Füllen.} \end{array} \right.$

mit 11 dunkelbraunen bis  $\left\{ \begin{array}{l} 6 \text{ braune Füllen,} \\ \text{schwarzbraunen Stuten gab er} \end{array} \right. 5 \text{ dunkelbraune Füllen,}$



mit 13 braunen Stuten gab er	{	1 hellbraunes Füllen, 12 braune Füllen,
mit 6 Fuchsstuten gab er	{	1 hellbraunes Füllen, 4 braune Füllen, 1 dunkelbraunes Füllen,
mit 6 Schimmelstuten gab er	{	3 braune Füllen, 3 dunkelbraune bis schwarzbraune Füllen,
mit 5 Stuten von unbekannter Farbe gab er	{	3 braune Füllen, 2 dunkelbraune Füllen.

Von anderen jütländischen Hengsten mit dieser Formel kann weiter genannt werden einer von den Söhnen dieses eben besprochenen braunen Hengst 295 Nobel, nämlich der Hengst 356 Nobel II, der aus einer dunkelbraunen Stute geboren war. Dieser Hengst hat 26 in den Stammbüchern genannte Füllen, nämlich:

- 8 aus roten Stuten,
- 11 aus braunen Stuten,
- 5 aus schwarzen Stuten,
- 2 aus Stuten unbekannter Farbe.

Diese 26 Füllen waren alle braun.

Ebenso hatte der dunkelbraune Hengst 398 Bisgaard, der aus zwei braunen Eltern stammt, sicher die Formel **RRSS**, denn von seinen 24 in den Stammbüchern besprochenen Füllen waren 23 braun und eines ein Schimmel. Da der Schimmelfaktor sowohl über **S** wie **R** dominiert, ist das Schimmelfüllen, welches aus einer Schimmelstute geboren war, kein Beweis gegen die Richtigkeit der Formel. Von den Müttern dieser ebengenannten 24 Füllen waren 2 Fuchsstuten, 21 braune Stuten und 1 Schimmelstute.

In gleicher Weise können in dem mir vorliegenden Material noch mehrere Hengste bezeichnet werden, die ausschließlich braune Füllen gegeben haben, aber die Anzahl der in den Stammbüchern aufgeführten Füllen ist selten groß genug, um daraus mit voller Sicherheit Schlüsse auf die Richtigkeit der Formel ziehen zu können.

5. Als Gegenstück zu den ebengenannten doppelt homozygotischen braunen Pferden müssen auch Pferde von der Formel **rrss**, d. h. rezessive Füchse, vorkommen. Es ist ganz klar, daß wenn ein solcher Hengst mit Fuchsstuten gepaart wird, die ja Gameten von den Formeln **Rs** und **rs** bilden, stets rote Nachkommen entstehen müssen. Gepaart mit schwarzen Stuten, deren Gameten **rS** oder **rs** sind, werden Tiere

von den Formeln **rrSs** und **rrss** d. h. also teils schwarze, teils fuchsfarbige, aber niemals braune Tiere sich ergeben.

Um nun in den Stammbüchern **rrss**-Hengste zu finden, die ja sowohl aus braunen, als fuchsfarbigem oder schwarzen Eltern entstehen können, oder auch aus Kreuzungen zwischen Tieren mit diesen Farben, bin ich den sichersten Weg gegangen, indem ich solche Fuchshengste gesucht habe, die aus zwei schwarzen Eltern gefallen sind. Da schwarze Tiere nur Gameten von den Formeln **rS** oder **rs** bilden können, ist es nach der Theorie gegeben, daß alle rote Nachkommen aus zwei schwarzen Eltern die Formel **rrss** haben müssen.

In der jütländischen Rasse gibt es indessen nur verhältnismäßig wenig schwarze Tiere. Im Jahre 1891 war nach Staatskonsulent J. Jensens Aufzählungen das Verhältnis zwischen der Anzahl von Füchsen, Braunen und Rappen ungefähr wie: 26 : 60 : 9. Im Jahre 1910 war das Verhältnis bedeutend verändert, nämlich wie 55 : 35 : 7; und endlich im Jahre 1918 zeigten die Rappen sich noch seltener, während die Füchse weiter zugenommen hatten, nämlich wie 70 : 23 : 6. In Übereinstimmung damit, daß schwarz im Verhältnis zu fuchsfarbig in der jütländischen Rasse selten ist, müssen Tiere, die homozygotisch in **S** sind, selten sein, während Tiere, die homozygotisch in **R** sind, weniger selten sind. Was die braunen Tiere angeht, so muß sich zeigen, daß Tiere von der Formel **RRSs** oder **RrSs** viel häufiger sind als solche mit den Formeln **RRSS** und **RrSS**. Das soll später noch näher besprochen werden.

Da schwarze jütländische Pferde, wie gesagt, nachgerade selten geworden sind, müssen Paarungen zwischen zwei schwarzen Stammbuchtieren vorzugsweise in den ältesten Jahrgängen der Stammbücher gesucht werden. Hier findet man dann auch den dunklen Fuchshengst 296 Todbjerg, dessen Eltern eine nicht näher bekannte schwarze Stute und der schwarze Hengst 215 Grantorp waren. Diese Eltern müssen nach der Theorie beide die Formel **rrSs** gehabt haben.

Von den Nachkommen dieses Hengstes 296 Todbjerg habe ich in den Stammbüchern 34 Füllen aufgezeichnet gefunden, nämlich von folgender Herkunft:

mit 11 Fuchsstuten	11 Fuchsfüllen						
	<table><tr><td>7 Fuchs-</td><td rowspan="4">Füllen</td></tr><tr><td>5 braune</td></tr><tr><td>2 schwarzbraune</td></tr><tr><td>2 schwarze</td></tr></table>	7 Fuchs-	Füllen	5 braune	2 schwarzbraune	2 schwarze	
7 Fuchs-	Füllen						
5 braune							
2 schwarzbraune							
2 schwarze							
mit 16 braunen Stuten							
	2 schwarze Füllen						
mit zwei schwarzen Stuten							



mit einer gelben Stute	1 braunes Füllen
mit einer braunen Stute	1 Schimmelfüllen
mit einer mausfarbenen Stute	1 schwarzes Füllen
mit zwei Stuten unbekannter Farbe	2 braune Füllen.

Leider ist das Material nicht besonders groß, aber die Paarungen mit den zwei schwarzen Stuten haben in Übereinstimmung mit der Theorie keine braunen Tiere ergeben. Die Paarungen mit gelben oder mausfarbenen Stuten, welche ein braunes und ein schwarzes Füllen ergeben haben, zeigen, da 296 Todbjerg ganz rezessiv ist, daß gelb dominiert über braun und mausfarb über schwarz, falls, worauf andere Untersuchungen hindeuten, wir es auch mit einzelnen Grundunterschieden in Hinsicht auf diese Farben zu tun haben.

6. Hengste von der Formel **RRss** müssen auch an ihren Nachkommen erkennbar sein, denn diese müssen stets **R** enthalten und können daher niemals schwarz sein.

Als ein Beispiel kann hier der in der jütländischen Pferdezucht bekannte dunkelfuchsrote, hellmähige Hengst 445 Munkedal genannt werden. Munkedals beide Eltern waren Füchse, der Vater war der dunkelfuchsrote 382 Valdemar II.

Von Munkedals 90 in den Stammbüchern genannten Nachkommen waren 64 Füchse, 25 Braune und ein Braunscheck. Außerdem wird angegeben, aber zweifellos fehlerhaft, daß ein Füllen schwarz<sup>1)</sup> gewesen sein soll. Im einzelnen gab 445 Munkedal:

mit 45 Fuchsstuten	45 Fuchsfüllen
mit 40 braunen Stuten	{ 18 Fuchsfüllen 22 braune Füllen
mit 3 schwarzen Stuten	{ 1 Fuchsfüllen 2 braune Füllen
mit 2 Stuten von unbekannter Farbe	{ 1 braunes Füllen 1 braungeschecktes Füllen <sup>2)</sup> .

Auch 445 Munkedals berühmter Enkel 839 Aldrup Munkedal hatte die gleiche Formel **RRss**. Ich habe eine Statistik über die sehr

<sup>1)</sup> Staatskonsulent Jensen sagt gerade mit Hinsicht auf diese Stute, daß „angeblich“ („efter Opgivende“) Munkedal ihr Vater gewesen sein soll. Das Mißtrauen, das man zwischen den Zeilen liest, ist zweifellos berechtigt, und ich erlaube mir ganz von diesem Fall abzusehen.

<sup>2)</sup> Die Mutter, die bloß als „jütländische Stute“ bezeichnet ist, muß sicher ein Braun- oder Schwarzscheck gewesen sein, da die Eigenschaft gescheckt dominant über alle drei Hauptfarben ist.

zahlreiche Nachkommenschaft dieses Hengstes nicht ausgearbeitet. Im Stammbuch XII, 1913 über Stuten jütländischer Rasse hat Staatskonsulent Jensen eine kurze Übersicht über die Nachkommenschaft, 283 Stück, zusammengestellt und nachgewiesen, daß kein Nachkomme schwarz ist.

7. Schwarze Hengste von der Formel **rrSS** werden ebenso an ihrer Nachkommenschaft erkennbar sein, und als Beispiel für einen solchen Hengst will ich 499 Valdemar Engebjerg nennen. Da die Formel zweimal **S** enthält, müssen beide Eltern diesen Faktor enthalten haben, d. h. keines von den Elterntieren kann fuchsfarbig gewesen sein. Valdemar Engebjergs Vater war in Übereinstimmung hiermit schwarz und seine Mutter mittelbraun.

Infolge der Formel **rrSS** muß dieser Hengst immer einen **S**-Faktor auf seine Nachkommenschaft übertragen, welche deshalb niemals fuchsfarbig sein kann. Wenn der Hengst gepaart wird mit einer schwarzen Stute, muß die ganze Nachkommenschaft schwarz sein, indem immer **S**, aber niemals **R** auf die Nachkommenschaft übertragen wird. Die Erfahrung stimmt hiernit vollständig. Von den Nachkommen des Hengstes 449 Valdemar Engebjerg habe ich die folgenden in den Stammbüchern genannt gefunden, im ganzen 108 Füllen:

mit 15 Fuchsstuten	{ 9 braune 6 schwarze }	Füllen
mit 78 braunen Stuten	{ 54 braune 24 schwarze }	Füllen
mit 13 schwarzen Stuten	13 schwarze	Füllen
mit 2 Schimmelstuten <sup>1)</sup>	{ 1 schwarzes 1 Schimmel- }	Füllen

8. Ein Beispiel von einem Pferd mit der Formel **Rrss** werde ich ebenfalls geben. Solche Hengste, die heterozygotisch in einem oder in beiden Faktoren sind, sind schwierig zu analysieren, weil sie in  $F_1$  in stärkerem Grade spalten, aber wenn Hengste mit einer zahlreichen Nachkommenschaft zu der Untersuchung verwendet werden, ist doch ein Erfolg möglich.

Der Hengst 339 Aksel hatte diese Formel und war also fuchsfarbig. Seine Eltern waren eine Schimmelstute und ein Fuchshengst 259 Glenstrup. Aksels Nachkommenschaft sind folgende 80 Füllen:

<sup>1)</sup> In Wirklichkeit zwei Paarungen mit derselben Stute.



mit 20 Fuchsstuten	{	19 Fuchs-	Füllen
		1 kupferbraunes <sup>1)</sup>	„
mit 49 braunen Stuten	{	22 Fuchs-	„
		23 braune	„
		4 schwarze	„
mit 8 schwarzen Stuten	{	3 Fuchs-	„
		2 braune	„
		3 schwarze	„
mit 3 Schimmelstuten	{	1 Fuchs-	„
		2 schwarze	„

Im Gegensatz zu Fuchshengsten von der rezessiven Formel **rrss** sieht man, daß dieser Hengst aus schwarzen Stuten auch braune Nachkommen geben kann. Und im Gegensatz zu Fuchshengsten von der Formel **RRss** hat er auch schwarze Nachkommen.

Wie aus dem vorher Gesagten hervorgeht, spricht alles dafür, daß die aufgestellte Theorie richtig ist. Es ist indessen möglich, sie weiter auf verschiedene Weise zu prüfen. Wie Seite 13 gesagt, ist die schwarze Farbe in der jütländischen Pferderasse stets (wenigstens in dem letzten Menschenalter) die seltenste von den drei Hauptfarben gewesen. Die braune war um das Jahr 1890 die häufigste. In den späteren Jahren hat die Anzahl der Füchse zugenommen auf Kosten der Braunen und der Rappen. Das kann auch folgendermaßen ausgedrückt werden. Der Faktor **S** ist stets, wenigstens seit 1890, der seltenere von den beiden gewesen und er ist namentlich in den späteren Jahren seltener geworden. **R** dagegen ist schon seit dem Jahre 1890 sehr verbreitet, weshalb die Tiere damals am öftesten **RS** oder **Rs** enthielten. Später als **S** durch Selektion unter den Zuchttieren aus den Formeln mehr und mehr verschwand, bleibt nur **R** zurück, was bewirkt, daß die Füchse in die Mehrzahl kommen.

Von den 9 möglichen Formeln

Füchse {	<b>RRss</b>	Braune {	<b>RRSS</b>	Rappen {	<b>rrSS</b>
	<b>Rrss</b>		<b>RRSs</b>		<b>rrSs</b>
	<b>rrss</b>		<b>RrSS</b>		
			<b>RrSs</b>		

<sup>1)</sup> Die Mutter wird als „kupferrot“ bezeichnet. Die Mutter und das Füllen sind also sicher von derselben Farbe gewesen, sei es daß diese nun fuchsfarbig oder braun gewesen ist.

sind mit andern Worten die, welche **S** zweimal enthalten, verhältnismäßig selten, während die mit zweimal **R** nicht selten sind. Es liegt ja in der Natur der Sache, daß eine gewisse Übereinstimmung bestehen muß zwischen der Anzahl Füchsen, Braunen und Rappen und der Anzahl von **R** und **S** in den Formeln. Bei braunen Tieren werden so **RRSS** und **RrSS** recht selten sein im Vergleich zu den andern beiden Sorten von braunen **RRSs** und **RrSs**. Wir sind imstande, durch die Nachkommenschaft zu prüfen, ob sich das so verhält.

1. Der Fuchshengst 339 Aksel hatte, wie schon besprochen, die Formel **Rrss**. Er wurde unter andern mit 49 braunen Stuten gepaart, und aus diesen Paarungen fielen folgende Füllen:

$$49 \text{ braune Stuten} \times \text{♂ } \mathbf{Rrss} \text{ gaben } \left\{ \begin{array}{l} 22 \text{ Fuchs-Füllen} \\ 23 \text{ braune Füllen} \\ 4 \text{ Rapp-Füllen.} \end{array} \right.$$

Welche Formel hatten nun diese 49 Stuten?

Wenn wir eine Wahrscheinlichkeitsberechnung rückwärts vornehmen, kommen wir zu folgendem Ergebnis: 2 **RRSS**, 3 **RrSS**, 18 **RRSs** und 26 **RrSs**, was folgendermaßen gezeigt werden kann:

Die Gameten, welche von diesen 49 Stuten gebildet werden, ergeben sich aus dem nachstehenden Schema:

Wahrscheinliche Anzahl der Gameten				
	<b>RS</b>	<b>Rs</b>	<b>rS</b>	<b>rs</b>
2 <b>RRSS</b>	2			
3 <b>RrSS</b>	1,5		1,5	
18 <b>RRSs</b>	9	9		
26 <b>RrSs</b>	6,5	6,5	6,5	6,5
	19	15,5	8,0	6,5

Da die Gameten von 339 Aksel zu 50% **Rs** und zu 50% **rs** sind, kann folgende Aufstellung vorgenommen werden, um das Aussehen der Nachkommenschaft zu beurteilen, man braucht nämlich nur die Multiplikationen auszuführen:

♂ \ ♀	19 <b>RS</b>	15,5 <b>Rs</b>	8,0 <b>rS</b>	6,5 <b>rs</b>
$\frac{1}{2}$ <b>Rs</b>	9,5 <b>RRSs</b>	7,75 <b>RRss</b>	4,0 <b>RrSs</b>	3,25 <b>Rrss</b>
$\frac{1}{2}$ <b>rs</b>	9,5 <b>RrSs</b>	7,75 <b>Rrss</b>	4,0 <b>rrSs</b>	3,25 <b>rrss</b>



oder mit anderen Worten  $9,5 + 9,5 + 4 = 23$  Braune  
 und  $7,75 + 7,75 + 3,25 + 3,25 = 22$  Füchse  
 sowie  $4,0 = 4$  Rappen

was zeigt, daß die Wahrscheinlichkeitsrechnung richtig ausgeführt ist.

Die Berechnung kann dadurch ausgeführt werden, daß man in dem gegebenen Fall weiß, daß die Anzahl der **rS**-Gameten, welche von den 49 Stuten gebildet wird, 8 sein muß, damit 4 Rappfüllen aus der Paarung mit 339 Akselel **Rrss** fallen können. In ähnlicher Weise können die übrigen Zahlen berechnet werden.

Falls die unbekannte Zahl von Stuten mit den Formeln

$$\begin{array}{llll} \mathbf{RRSS} & x & \text{genannt werden} \\ \mathbf{RrSS} & y & & \\ \mathbf{RRSs} & z & & \\ \text{und } \mathbf{RrSs} & v & & \end{array}$$

kann man leicht sehen, daß  $x + y = 32$  und  $z + v = 44$  sein muß, damit 23 Braune, 22 Füchse und 4 Rappen fallen können. Da  $z$  und  $v$  gerade die Formeln sind, in denen **S** heterozygotisch vorkommt, ergibt sich  $49 \div (z + v) = \text{Anzahl der Stuten mit } \mathbf{SS} \text{ d. h.} = 5$ .

Die zwei Gleichungen mit drei Unbekannten können natürlicherweise nicht gelöst werden, aber da **RR**-Stuten (im Verhältnis zu **Rr**-Stuten) ja als gleich häufig unter den **SS**-Tieren wie unter den **Ss**-Tieren angenommen werden müssen, kann folgendes Verhältnis aufgestellt werden:

$$x : y = z : v,$$

womit die gegebene Lösung als die einzig richtige sich ergibt.

49 Stuten von den folgenden Formeln:

$$1 \mathbf{RRSS}, 4 \mathbf{RrSS}, 20 \mathbf{RRSs}, 24 \mathbf{RrSs},$$

werden, wie man sieht, gepaart mit 339 Akselel auch 23 braune Füllen, 22 Fuchsfüllen und 4 Rappfüllen ergeben, aber hier ist die Bedingung  $x : y = z : v$  nicht so gut erfüllt, weshalb die erstgenannte Lösung wahrscheinlich die richtigere ist. Auf alle Fälle ändert sich das Hauptergebnis, daß nämlich wahrscheinlich nur 5 von den 49 Stuten **SS**, dagegen 44 **Ss** waren, nicht.

Daraus geht mit anderen Worten hervor, daß die Wahrscheinlichkeitsberechnung zu dem Schlusse führt, daß unter den 49 braunen Stuten, mit denen 339 Akselel gepaart worden ist, nur 5 **SS**, dagegen 44 **Ss** waren. **SS**-Individuen sind sonach verhältnismäßig selten. In dem gegebenen Beispiel bildeten sie nur etwa 10,2 % von allen braunen Stuten.

2. Zur Kontrolle wollen wir ein anderes Beispiel durch eine solche Berechnung durchprüfen. Seite 13 ist mitgeteilt, daß 296 Todbjerg von der Formel **rrss** gepaart wurde mit 16 braunen Stuten, woraus 7 braune, 7 fuchsfarbige und 2 schwarze Füllen fielen. Falls alle 4 Formeln von braunen Pferden gleich häufig gewesen wären, würde wahrscheinlich die Nachkommenschaft bestehen aus 9 braunen, 4 fuchsfarbigem und 3 schwarzen Füllen.

Wenn die Anzahl von Stuten von der Formel **RRSS**  $x$  genannt wird, **RrSS**  $y$ , **RRSs**  $z$ , **RrSs**  $v$ , so haben wir  $x + y = 2$ ,  $z + v = 14$ ,  $2y + v = 8$ , welche Gleichung befriedigt wird von  $x = 1$ ,  $y = 1$ ,  $z = 8$ ,  $v = 6$ . Das Verhältnis  $x : y = z : v$  paßt auch hier sehr gut, wenn man die geringe Zahl Exemplare in Betracht zieht.

Von den 16 braunen Stuten finden wir also nach der Wahrscheinlichkeitsberechnung, daß 2 **SS** und 14 **Ss** waren — oder mit anderen Worten 12,5% von allen Braunen waren homozygotisch in **S**, wovon man sagen muß, daß es vollauf genügend mit den oben gefundenen 10,2% stimmt.

Die zwei Hengste stammen aus ungefähr der gleichen Zeit, doch ist 296 Todbjerg, wie die Laufnummer zeigt, etwas älter als 339 Aksel, also aus einer Zeit, in der der **S**-Faktor etwas häufiger war, was mit den Prozentzahlen übereinstimmt. Das zuletzt genannte Material ist von so geringem Umfange, daß es selbstverständlich keine große Beweiskraft hat: man könnte jedenfalls sagen, daß es ein Zufall sei, daß der Prozentsatz etwas höher ist, aber da das Beispiel ganz zufällig gewählt ist, und da es mit dem ersten stimmt, habe ich es mitgenommen.

3. Eine bessere Kontrolle haben wir in der folgenden Berechnung. Der Hengst 445 Munkedal (**RRss**) wurde gepaart mit 40 braunen Stuten und gab mit diesen 22 braune und 18 fuchsfarbene Füllen.

Die unbekannte Anzahl von braunen Stuten mit der Formel

**RRSS** sollen  $x$  genannt werden

**RrSS** „  $y$  „ „

**RRSs** „  $z$  „ „

**RrSs** „  $v$  „ „

Die Anzahl der verschiedenen Gameten, die diese Tiere bilden, wird dann sein:

$$\begin{array}{ll}
 \text{von } \mathbf{RS} & x + \frac{1}{2}y + \frac{1}{2}z + \frac{1}{4}v \\
 \text{„ } \mathbf{Rs} & \frac{1}{2}z + \frac{1}{4}v \\
 \text{„ } \mathbf{rS} & \frac{1}{2}y + \frac{1}{4}v \\
 \text{„ } \mathbf{rs} & \frac{1}{4}v.
 \end{array}$$



Da die Gameten von 445 Munkedal alle **R**s sind, werden also die Nummern 1 und 3 von den Gametenformeln der Stuten braune Tiere geben, die Nummern 2 und 4 dagegen fuchsfarbene. Für die letztgenannten haben wir also:

$$\frac{1}{2}z + \frac{1}{4}v + \frac{1}{4}v = 18, \text{ oder } v + z = 36;$$

da  $v + z$  die Formeln mit **Ss** sind, wogegen  $x + y$  die Formeln mit **SS** sind, müssen von den 40 braunen Stuten, mit denen Munkedal gepaart war, 36 **Ss**, dagegen nur 4 **SS** in der Formel gehabt haben. 10% von den braunen Stuten müssen also **S** homozygotisch enthalten haben. Wir finden somit zum dritten Male, daß **SS**-Tiere nur 10—12% aller braunen Tiere ausmachen.

4. Auch das Verhältnis zwischen der Anzahl der **RR**- und der **Rr**-Pferde zu untersuchen ist von Interesse. Wie es sich auf Seite 17 bei der Ausrechnung der Nachkommenschaft von 339 Aksel ergab, kamen wir hier auf einem Weg zu dem Schluß, daß von den braunen Stuten, mit denen dieser Hengst gepaart war, 20 die Formel **RR** und 29 **Rr** hatten, d. h. zirka 40,8% waren homozygotisch in Hinsicht auf **R**. Diese Berechnung war, theoretisch gesehen, nicht sehr genau.

Wir wollen jetzt auf einem anderen Weg dieses Ergebnis prüfen, indem wir das Material von den Paarungen des schon besprochenen Hengstes Valdemar Engebjerg (**rrSS**) mit 78 braunen Stuten benützen. Diese Stuten gebaren 54 braune und 24 schwarze Füllen. Falls **RR** gleich häufig gewesen wäre, wie **Rr**, wären 75% von den Nachkommen braun und 25% schwarz gewesen. Wenn **RR** ganz gefehlt hätte, wären 50% braun und 50% schwarz gewesen. Wenn **Rr** gefehlt hätte, wären alle Füllen braun gewesen. Wir benützen die obenstehende Aufstellung (S. 19) noch einmal und sehen daraus, daß die beiden untersten Gametenformeln die beiden einzigen sind, die zusammen mit **rS** schwarze Nachkommen geben werden, daher:

$$\frac{1}{2}y + \frac{1}{4}v + \frac{1}{4}v = 24, \text{ d. h. } y + v = 48.$$

Wir finden also, daß 48 von den braunen Stuten **Rr** und 30 **RR** enthalten, oder mit anderen Worten rund 38,5% sind homozygotisch im Hinblick auf den Faktor **R**, was ja unbestreitbar mit dem oben-gewonnenen Ergebnis übereinstimmt. Es ist nicht möglich, aus diesem Beispiel das Verhältnis zwischen den **SS**- und den **Ss**-Tieren zu berechnen: da wir aber früher schon gefunden haben, daß das Häufigkeitsverhältnis dieser Formeln ungefähr gleich 1 : 9 war, sind die 78 braunen Stuten, mit denen 449 Valdemar Engebjerg gepaart war, wahrscheinlich die folgenden gewesen:

3 **RRSS**, 27 **RRSs**, 5 **RrSS** und 43 **RrSs**.

Wenn von den braunen Pferden 40% **RR** führen und 10% **SS**, dann müssen also von 100 braunen Pferden die verschiedenen Formeln mit dieser Häufigkeit auftreten: 4 **RRSS** : 36 **RRSs** : 6 **RrSS** : 54 **RrSs**. — Wir denken uns jetzt solche Pferde willkürlich untereinander gepaart; die dadurch erzeugten Füllen werden die folgenden sein: 72,5% braune : 20,2% fuchsfarbige : 7,2% schwarze, was sich sehr leicht ausrechnen läßt, — und dies stimmt nun sehr hübsch mit den beobachteten Zahlenverhältnissen, siehe die Tabelle S. 30): 1480 (73,7% braune : 396 (19,7%) fuchsfarbige : 132 (6,6%) schwarze.

In ähnlicher Weise wie eben gezeigt, kann man allerhand andere Berechnungen über die Formeln anderer Stammbuchtiere vornehmen, und in keinem Fall, wo ich das ausgeführt habe, sind Inkonssequenzen oder Widersprüche herausgekommen, wie sie unweigerlich hätten kommen müssen, wenn die Theorie falsch wäre.

In Nachstehendem folgt eine Liste über die Farben und Formeln von einer Anzahl der bekanntesten jütländischen Stammbuchhengste (teils die schon genannten, teils andere), deren Formeln ich berechnet habe.

	Farbe	Formel
215 Granthorp . . . . .	schwarz	<b>rr Ss</b>
295 Nobel . . . . .	mittelbraun	<b>RR SS</b>
296 Todbjerg . . . . .	dunkelfuchs	<b>rr ss</b>
339 Aksel . . . . .	dunkelfuchs	<b>Rr ss</b>
398 Bisgaard . . . . .	dunkelbraun	<b>RR SS</b>
445 Munkedal . . . . .	dunkelfuchs	<b>RR ss</b>
449 Valdemar Engebjerg .	schwarz	<b>rr SS</b>
669 Valdemar Engebjerg IV	mittelbraun	<b>Rr Ss</b>
839 Aldrup Munkedal . . .	fuchs	<b>RR ss</b>
1000 Prins af Jylland . . .	hellfuchs	<b>Rr ss</b>
1055 Høvding . . . . .	hellfuchs	<b>Rr ss</b>
1159 Leif . . . . .	fuchs	<b>RR ss</b>
1263 Karmark Høvding . . .	dunkelbraun	<b>RR SS</b>
1264 Aldrup Høvding . . .	fuchs	<b>Rr ss</b>
1269 Gouverneur . . . . .	fuchs	<b>Rr ss</b>
1337 Asbjörn . . . . .	schwarz	<b>rr Ss</b>
1346 Kran II . . . . .	dunkelbraun	<b>Rr Ss</b>
1367 Valdemar Kran . . . .	dunkelbraun	<b>Rr Ss</b>

Aus dieser Liste wird sich deutlich ergeben, daß nicht etwa eine bestimmte Formel einer bestimmten Nuance innerhalb der Hauptfarben



braun oder fuchsfarbig entspricht. Dunkelfüchse können sowohl die Formel **RR ss**, wie auch **Rr ss** und **rr ss** haben, ebenso können sowohl dunkelbraune wie mittelbraune beide die Formel **Rr Ss** und **RR SS** haben. Das bedeutet natürlich, daß außer den hier genannten Faktoren **R** und **S** es noch andere gibt, die für die Nuance bestimmend sind, Intensitätsfaktoren, Verdunkelungsfaktoren oder ähnliches; diese habe ich nicht klarzulegen versucht, weil die Stammbücher so, wie sie bisher geführt worden sind, kaum ins einzelne zu gehen erlauben. Damit das Stammbuchmaterial dafür verwendet werden könnte, müßten die Nuancen innerhalb der Hauptfarben immer angegeben werden, aber dies ist durchaus nicht immer der Fall. Zweifellos sind z. B. nicht alle Pferde, welche als „Füchse“ bezeichnet sind, alle von derselben Färbung. Es wäre von Bedeutung für die Klarlegung der Nuancierungsfaktoren, wenn die Stammbücher eine mehr ins einzelne gehende Farbenbezeichnung immer anwenden würden, und das beste wird es sein, wenn man hier eine Farbentafel bei der Beurteilung anwenden könnte, um so weit als möglich die individuelle Beurteilung zu vermeiden, welche, wie bekannt, innerhalb der feineren Abstufungen recht unzuverlässig ist.

### B. Schimmel und Schecken.

Nur eine ganz geringe Zahl von Pferden der jütländischen Rasse ist weder fuchsartig noch braun, noch schwarz, doch sind in den Stammbüchern eine genügend große Zahl von Schimmeln und Schecken enthalten, um zeigen zu können, daß diese Farben dominant sind, wie dies schon längst bei anderen Pferderassen nachgewiesen worden ist. Da diese Sache als klargelegt angesehen werden muß, will ich nur durch eine kurze Übersicht und ein paar Beispiele die Gesetzmäßigkeit beleuchten:

#### Weibliche Nachkommen.

##### Schimmelhengste.

Fuchsstuten . . . .	25 Schimmel	20 Nichtschimmel
Braune Stuten . . . .	22 „	19 „
Rappstuten . . . .	8 „	3 „
Schimmelstuten . . . .	9 „	3 „

##### Schimmelstuten.

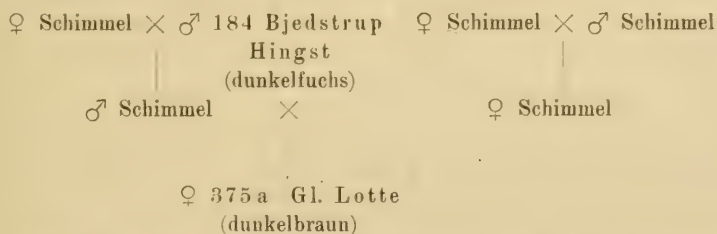
Fuchshengste . . . .	73 Schimmel	46 Nichtschimmel
Braune Hengste . . . .	61 „	45 „
Rapphengste . . . .	19 „	7 „

## Männliche Nachkommen.

Schimmelhengst $\times$ Schimmelstute . . . . .	2 Schimmel	1 Nichtschimmel
Nichtschimmelhengste und Nichtschimmelstuten $\times$ Schimmelhengste und Schimmelstuten . .	32 „	38 „

Aus der obenstehenden Übersicht ergibt sich, daß aus den Paarungen zwischen Schimmeln und Nichtschimmeln gegen 60% Schimmel gefallen sind. Daß der Prozentsatz nicht 50 ist, sondern mehr, wird natürlich teils durch den Umstand verursacht, daß eine gewisse Anzahl von Elternindividuen homozygotische Schimmel gewesen sind und demnach in ihrer Nachkommenschaft lauter Schimmel gegeben haben, aber zum Teil kann es auch daherrühren, daß die Schimmelfarbe ansprechend gefunden worden ist, so daß vielleicht aus diesem Grunde unverhältnismäßig viele Schimmel in die Stammbücher aufgenommen worden sind.

Daß der Schimmelfaktor nicht rezessiv ist, geht auch aus der Erfahrung hervor, daß Schimmel niemals aus zwei Nichtschimmeln<sup>1)</sup> fallen, wogegen zwei Schimmel sehr gut Nichtschimmel als Nachkommen haben können, wie teils die obenstehenden Tabellen, teils der folgende kleine Stammbaum zeigt.



Die beiden Schimmel, deren Nachkommen die dunkelbraune Stute 375 a Gl. Lotte ist, müssen selbstverständlich heterozygotische Schimmel gewesen sein, und das gleiche gilt für die allermeisten Schimmel, welche in die Stammbücher der jütländischen Pferde aufgenommen sind.

1049 Hads Herreds Munkedal war ebenso ein heterozygotischer Schimmel und sollte dementsprechend bei der Paarung mit Nichtschimmelstuten 50% Schimmel und 50% Nichtschimmel als Nachkommenschaft ergeben. In den Stammbüchern habe ich von ihm Nachkommenschaft aus im ganzen 41 Paarungen mit Nichtschimmelstuten

<sup>1)</sup> Hier ist nur die Rede von Grauschimmeln. Für die sogenannten Rotschimmel scheint die Sachlage bisweilen anders zu sein, aber das Material ist nicht groß genug, um ein Urteil zu gestatten.



aufgeführt vorgefunden. Von diesen 41 Nachkommen waren 22 Schimmel und 19 Nichtschimmel.

Eine nähere Analyse von den in den Schimmeln steckenden Faktoren für schwarz und fuchsfarbig kann vorgenommen werden, wenn genügend zahlreiche Nachkommen da sind. Eine Analyse der nichtgeschimmelten Töchter (Söhne sind überhaupt keine da) von 1049 Hads Herreds Munkedal zeigt, daß, wenn nicht der Schimmelfaktor die Wirkung der anderen Faktoren verdeckt hätte, der Hengst braun gewesen wäre. Der Hengst 1049 hat folgende Nachkommen:

mit 17 Fuchsstuten . . . . .	{	5 Fuchs-Füllen
		4 braune Füllen
		8 Schimmel-Füllen
mit 19 braunen Stuten . . . . .	{	8 braune Füllen
		11 Schimmel-Füllen
mit 3 Rappstuten . . . . .	{	1 braunes Füllen
		2 Schimmel-Füllen
mit 4 Schimmelstuten <sup>1)</sup> . . . . .		4 Schimmel-Füllen
mit 2 braungescheckten Stuten . .	{	1 Fuchs-Füllen
		1 Schimmel-Füllen

Da der Hengst bei drei Paarungen mit Fuchsstuten sowohl Fuchsfüllen wie braune Füllen gegeben hat, muß er **S** heterozygotisch enthalten haben. Daß er mit einer schwarzen Stute ein braunes Füllen gezeugt hat, beweist, daß er **R** mindestens einmal enthält, was im übrigen auch schon von vornherein gegeben ist, da Hads Herreds Munkedal ein Sohn von 839 Aldrup-Munkedal ist, der, wie früher gezeigt, die Formel **RR ss** hatte. Daß der Hengst in keinem Falle schwarze Nachkommen gegeben hat, deutet darauf hin, daß er **R** homozygotisch enthält, aber das Material ist nicht groß genug, um zu sagen, daß der Beweis dafür erbracht ist. Wenn **A** den Schimmelfaktor bezeichnet, war also 1049 Hads Herreds Munkedals Formel **RR Ss Aa** oder weniger wahrscheinlich **Rr Ss Aa**.

Zur Aufklärung der Vererbungsverhältnisse der Eigenschaft „gescheckt“ füge ich den nachstehenden Stammbaum bei, der zeigt, daß der Faktor für diese Eigenschaft über die gewöhnlichen Hauptfarben

<sup>1)</sup> Im Grunde nur zwei Stuten, von denen die eine drei Füllen von Hads Herreds Munkedal hat, die andere eins.

dominiert, ganz ebenso wie der Schimmelfaktor<sup>1)</sup>. Die Stammtafel ist rückwärts ausgearbeitet, weshalb sie nicht deutlich genug zeigt, daß gescheckte Tiere, welche ja gewöhnlich Heterozygoten sind, bei der Paarung mit Nichtschecken nur 50% gescheckte Nachkommenschaft ergeben.

♀ schwarzgescheckt × ♂ hellbraun

♀ schwarz × ♂ 115 Gl. Stejlbjerghingst, schwarzgescheckt

♀ Fuchs × ♂ 137 Stejlbjerghingst, schwarzgescheckt × ♀ ?

♀ schwarzgescheckt × ♂ hellbraun

♀ schwarzgescheckt × ♂ 266 Baldur  
braun

♀ braungescheckt × ♂ 266 Baldur  
braun

♀ 547. Unge Broge  
schwarzgescheckt.

1. ♀ 5a (ohne Namen)  
schwarz
2. ♀ 5b Grethe  
braungescheckt

## 5. Besprechung der Ergebnisse.

Das Vorstehende wird gezeigt haben, daß wir in der dänischen, jütländischen Pferderasse — und allem nach gilt dies für die Pferderassen im allgemeinen — bei der Vererbung der Haarfarbe mit einfachen und unkomplizierten Verhältnissen zu tun haben, und wir wollen im folgenden besprechen, in wiefern diese Erkenntnis am besten ausgenützt werden kann, sowie was geschehen muß, um auch die Verhältnisse für die schon genannten Verdunkelungsfaktoren oder Intensitätsfaktoren aufzuklären, die offenbar auch eine gewisse Rolle spielen.

Der praktische Vorteil der Kenntnis der Farbenformeln eines jeden Stammbuchtieres ist wohl kaum sehr groß, außer für solche Rassen, bei denen gerade besonderer Wert auf die Farbe der Pferde gelegt wird, also nur für die edlen Luxusrassen. Daß aber überall in der Pferdezucht wenigstens etwas Wert auf die Farbe gelegt wird, geht auf der andern Seite deutlich daraus hervor, daß einige Stammbuchtiere die Be-

<sup>1)</sup> Auch hier scheint es, daß für die Fuchsschecken andere Regeln gelten, welche jedoch mit Hilfe des vorgefundenen Materials nicht festgelegt werden können.



merkung „unerwünschte Farbe“ bekommen haben, ebenso wie die häufigen Übersichten über die Farbe der Pferde in den jütländischen Stammbüchern zeigen, daß die Pferdefarbe immerhin etwas ist, wofür man sich interessiert und was in Betracht gezogen wird, sowohl bei der Beurteilung der Qualifikation eines Pferdes im allgemeinen, wie seines Zuchtwerts im besonderen.

Wie aus dem früher Gesagten hervorgeht, wird es eine leichte Sache sein, innerhalb der jütländischen Rasse sowohl fuchsfarbige wie schwarze und braune konstante Unterrassen zu bilden. Allein „mit Hilfe“ der zwei in dieser Arbeit besprochenen Faktoren **R** und **S** können vier konstante Typen hergestellt werden, nämlich ein brauner (**RR SS**) ein schwarzer (**rr SS**) und zwei fuchsfarbige (**RR ss**, **rr ss**). Falls die braune Farbe nur wenig geschätzt ist, kann man sich die Pferde ausschließlich als Rappen und Füchse züchten, auch ohne daß die braune Farbe bei Kreuzungen dieser beiden Farbenschläge aufzutreten brauchte, nämlich, wenn man einfach nur Füchse von der Formel **rr ss** anwendet.

Ich will es unterlassen, Schlüsse zu ziehen oder auch nur schon gezogene Schlüsse eingehend zu kritisieren auf den Zusammenhang zwischen Farbe und den übrigen Eigenschaften bei den jütländischen Pferden. Theoretisch kann das richtig sein, so meint der Stammbuchführer Herr Staatskonsulent Jensen folgern zu können, daß die besten Zuchttiere unter den Hengsten besonders häufig unter den Füchsen zu finden sind. Eine Koppelung zwischen dem **S**-Faktor und dem einen oder anderen unerwünschten Faktor würde in diesem Fall wohl die Erklärung geben. Man hat Beweise, daß z. B. Socken weniger widerstandsfähig gegen gewisse Krankheiten sind als andere, aber daß ein entsprechender nennenswerter Unterschied zwischen Füchsen, Braunen und Rappen besteht, ist mir unbekannt, Staatskonsulent Jensen sagt hierüber im Vorwort zum Hengststammbuch XIX: „Selbst wenn es unerklärlich ist, scheint doch ein gewisser Zusammenhang zwischen Farbe und Güte (auch als Zuchttier) zu bestehen. So habe ich in der Geschichte des Gestüts Frederiksborg mitgeteilt, als eine Beobachtung aus der Zucht, die dort nach der Farbe betrieben wird, daß die Hengste, deren Farbe von derjenigen der beiden Eltern verschieden war, sich oft in der Zucht<sup>1)</sup> auszeichneten. Die gleiche Beobachtung machte ich seiner Zeit

<sup>1)</sup> Selbst wenn Füchse wirklich besser sind als andere, kann ich keine Berechtigungen zu dieser weitgehenden Schlußfolgerung über den Vorteil von Pferden mit einer von beiden Eltern abweichenden Farbe finden, denn, wie das Schema am Schluß dieser Arbeit zeigt, werden gewiß mehr Füchse gezüchtet aus Eltern anderer Farben als

in der jütländischen Zucht, bevor man richtig auf die Typenzucht gekommen war . . . . . ich bin ständig geneigt, es als ein Plus anzurechnen, wenn ein guter Fuchshengst aus Eltern mit anderer Farbe fällt.“ „Wenn man nun weiß, daß mindestens zehnmal soviel Stuten als Hengste aufgenommen werden, so daß diese durchschnittlich von besserer Qualität als die Stuten sind, und daß die meisten Hengste Füchse sind, sowie daß das männliche Geschlecht zweifellos das am höchsten entwickelte der beiden Geschlechter<sup>1)</sup> ist, so scheint es berechtigt zu schließen, daß die Fuchsfarbe die vorteilhafteste innerhalb der jütländischen Rasse ist.“

Es mag ja sein, daß der Wunsch nach einer bestimmten Farbe bei den Pferden nur eine harmlose Modesache ist, aber es ist immerhin eine Sache, die jeden Pferdezüchter angeht, ebenso wie es im allgemeinen von einer gewissen Bedeutung ist, ob der Pferdebestand einer Gegend von unschöner oder aber von hübscher einheitlicher Färbung ist. Die Ästhetik hat wohl auch hier ihre Berechtigung. Daß die Sache mindestens teilweise sich so verhält, daß also die Mode eine Rolle spielt, darauf deutet der folgende Auspruch von Staatskonsulent Jensen (Stutenstammbuch XVII, 1918). Der Verfasser sagt, es gebe eine „Zunahme der Fuchsfarbe auf Kosten der übrigen, deren Ursache darin gesucht werden müsse, daß Fuchs gepaart mit Fuchs immer wieder Fuchs gibt, während Fuchsfüllen auch aus braunen, schwarzen und Schimmel Eltern fallen können“. „Diese Zunahme der roten Farbe befriedigt ja die herrschende Mode, die verlangt, daß die jütländischen Pferde Füchse sein sollen, und ist deshalb gern gesehen.“

Während Staatskonsulent Jensen sicher in seinem Recht ist, wenn er von dem Wunsch der Mode spricht, so ist es unrichtig, die Zunahme des Prozentsatzes der roten Tiere so zu erklären, wie er es tut, auch wenn die Erklärung ansprechend klingen mag. Die Konsequenz wäre dann ja, daß rezessive Typen stets in allen Arten von Kulturen an Zahl zunehmen! Die Erklärung liegt vielmehr darin, daß eine

Braune und Rappen; aber die Rappen und Braunen, welche aus Eltern anderer Farbe gefallen sind, ergeben zusammen eine noch größere Zahl als Füchse. Der Schluß kann deshalb kaum richtig sein. — Ob ein **rrSs** Individuum z. B. von zwei braunen Eltern stammt, oder von zwei schwarzen oder von einem braunen und einem schwarzen oder einem fuchsfarbenen und einem schwarzen oder einem fuchsfarbenen und einem braunen, kann im übrigen die Qualität eines Tieres nicht berühren. Ö. W.

<sup>1)</sup> Da die Vererbung der Farbenfaktoren nicht geschlechtsbegrenzt ist, finde ich kein Argument in diesen letzten Satz. Ö. W.

ungleiche Selektion von Tieren der verschiedenen Farben vorgenommen wird — entweder deswegen, weil Füchse faktisch im Durchschnitt besser sind als die anderen — oder weil man einfach aus rein ästhetischen Gründen Füchse bevorzugt. Falls keine solche Selektion stattfände, würde das Zahlenverhältnis zwischen Füchsen, Braunen und Rappen stets gleich bleiben.

In der Hauptsache ist es, wenigstens periodenweise, nur eine ganz kleine Anzahl von Hengsten, sogenannte „Matadore“, welche die Stammbücher mit Material versehen. Es kann z. B. in einem gegebenen Jahr ein einziger Hengst der Vater von 13% aller in den Stammbüchern aufgeführten Tiere sein, und nur eine kleine Zahl von Hengsten erzeugte zusammen allein schon 50% aller aufgeführten Tiere. Unter diesen Umständen muß es selbstverständlich ausschlaggebend für die Stammbücher der folgenden Jahre sein, welche Farbe diese Matadore haben. Es ist bekannt, daß die „Munkedaler“, die in der Hauptsache Füchse waren, eine ganz gewaltige Rolle in der jütländischen Pferdezucht gespielt haben. Es ist deshalb kein Wunder, daß der Prozentsatz von Füchsen steigt in dem Maß, wie die Nachkommen der Munkedaler sich in den Stammbüchern ausbreiten.

Die bisherige Kenntnis der Praktiker von der Vererbung der Pferdefarbe ist sehr gering gewesen. In den dänischen Stammbüchern hat man sich im wesentlichen an die statistische Übersicht gehalten und damit in der Hauptsache die alte Erfahrung bestätigt, daß zwei Füchse stets Fuchsfohlen geben, und daß schwarze Eltern nur schwarze oder fuchsfarbene geben, aber keine braunen. Die theoretische Seite hat man vernachlässigt. Die Beiträge der Theoretiker auf diesem Gebiet sind freilich auch nicht alle sehr wertvoll gewesen, und es ist mir bekannt, daß James Wilson's „The Principles of Stock-Breeding“, 1912, welches in das Dänische von Prof. Harald Goldschmidt übersetzt ist, mit seinen falschen Angaben über Vererbung der Pferdefarben dazu beigetragen hat, das Zutrauen der Pferdezüchter zur Wissenschaft zu schwächen.

Einige andere Beobachtungen, die über die eben gemachten hinaus gehen, sind aber doch von Staatskonsulent Jensen gemacht worden. So hat er richtig erkannt, daß die braune Farbe eine Mischung von fuchsfarbig und schwarz ist, und ebenso, daß der Fuchshengst 839 Aldrup Munkedal nie schwarze Nachkommen gegeben hat. Er schreibt unter anderem im Stutenstammbuch XIII, 1914, „die Regeln für die Vererbung der Pferdefarben variieren sehr, so kennt man Rückschläge zu Schimmel kaum, wohl aber zu gelb. Im ganzen genommen scheint ein Rückschlag



über das zweite Glied hinaus stark abzunehmen. Auch z. Z. weiß man sehr wenig über diese wichtige Sache, und es ist zweifelhaft, ob man irgend eine Erklärung hierfür finden wird, wenn nicht das Mendelsche Spaltungsgesetz den Weg zeigen kann.“

Daß das Mendelsche Gesetz den Weg zeigen kann, das nachzuweisen war der Zweck der vorliegenden Arbeit, wie auch der früheren Arbeiten von anderen Autoren, und daß es darin noch weiter führen können, daran hege ich keinen Zweifel, aber es ist zu diesem Zweck notwendig, daß die Stammbücher in viel höherem Grad als bisher bei der Beschreibung der Pferdefarben ins einzelne gehen, am besten mit Hilfe einer Farbentafel.

Wenn Staatskonsulent Jensen im Stutenstammbuch XIV, 1915 schreibt, „die Farbe bei den aufgenommenen Stuten ist anders geworden, so daß es jetzt 65% Füchse sind, was einen Zuwachs von 3% bedeutet. Leider scheinen sie aber nicht schöner zu werden, indem die helle, gelbliche Farbe mit heller Mähne und Schwanz sehr verbreitet ist, ebenso wie ein dunkel-schmutziger Ton“ — so ist man berechtigt zu schließen, daß heute einige wenig gewünschte Fuchs-Biotypen dabei sind, unter den Pferden die Oberhand zu bekommen. — Noch ist wie gesagt, der Vererbungsforscher außerstand, den Praktikern zu helfen, soweit es sich um Abstufungen innerhalb der verschiedenen Hauptfarben handelt, aber es wird zweifellos auch gelingen, mit diesen Schattierungsfaktoren ins reine zu kommen, wenn nur die Stammbuchführer das ihrige dazu beitragen, daß ein Material zusammenkommt, das zur Beurteilung der Zahl und Wirkungsweise dieser Faktoren ausreicht. Das gleiche gilt für die Abzeichen. Nach den Ergebnissen der parallelen Untersuchungen mit anderen Tieren zu schließen, vor allem mit Ratten, sind die Größenverhältnisse der Abzeichen phänotypisch sehr variabel und genotypisch abhängig von mehreren Faktoren. Eine spezielle Untersuchung über ihre Vererbungsverhältnisse würde jedoch sicher diese Verhältnisse für die Pferde klar legen können.

Es würde in vielen Fällen für die Stammbuchführer eine einfache Sache sein, selbst den Stammbuchtieren die Farbenformel beizufügen, so wie ich es in dieser Abhandlung getan habe. Für junge Tiere, deren Nachkommen man nicht kennt, wird das ganz gewiß nur selten möglich sein. Die Arbeit müßte mit der Untersuchung von älteren Tieren begonnen werden, die eine zahlreiche Nachkommenschaft haben, und wenn erst deren Formeln berechnet sind, können diejenigen der späteren Tiere dann umso leichter gefunden werden.

Eine große Hilfe würde es sein, wenn die Farben beider Eltern in die Beschreibung jedes Stammbuchtieres aufgenommen werden könnten. Erst seit dem Jahre 1916 ist im Stutenstammbuch XV die Farbe der Mutter mit aufgenommen, „um die Ansarbeitung einer Statistik über die Vererbung der Farben zu erleichtern“. In den Hengststammbüchern ist die Farbe der Mutter stets angegeben worden. Für den Vater wird aber leider niemals etwas anderes als Name und Nummer angegeben.

Es müßte eine dankbare Aufgabe, wenn auch nicht gerade eine der wichtigsten, für die Stammbuchführer und Pferdezüchter sein, so genau als möglich die Formel eines jeden Tieres angeben zu können, so daß man mit größter Sicherheit gerade diejenigen Paarungen vornehmen könnte, welche Nachkommen von der gewünschten Farbe ergeben.

Zum Schluß füge ich die Statistik bei, welche ich über die Farbe der Nachkommen von Paarungen von Tieren der drei Hauptfarben ausgearbeitet habe. Die reziproken Paarungen von Tieren verschiedener Farbe sind dabei getrennt gehalten.

Tabelle über die Farbe der Nachkommen nach verschiedenen Paarungen.

Nachkommen	♀ Fuchs × ♂ Fuchs	♀ Braun × ♂ Braun	♀ Rappe × ♂ Rappe
Füchse	2473	396	21
Braune	7 <sup>1)</sup>	1480	0
Rappen	0	132	133

Nachkommen	♀ Fuchs × ♂ Braun	♀ Fuchs × ♂ Rappe	♀ Braun × ♂ Rappe
Füchse	642	114	79
Braune	519	97	372
Rappen	56	50	138

Nachkommen	♀ Braun × ♂ Fuchs	♀ Rappe × ♂ Fuchs	♀ Rappe × ♂ Braun
Füchse	1133	270	61
Braune	1250	193	207
Rappen	121	120	106

<sup>1)</sup> Wegen dieser 7 Individuen vgl. Seite 10.

## 6. Zusammenfassung.

In der vorliegenden Arbeit werden die Vererbungsverhältnisse der Pferdefarben an der Hand des Stammbuchmaterials über die Pferde der dänischen jütländischen Pferderasse untersucht. Die Untersuchung umfaßt über 10000 Stammbuchtiere.

Die Untersuchung bezieht sich in der Hauptsache auf Pferde der drei Hauptfarben: Fuchs, Brauner, Rappe, außerdem Schimmel und Schecken.

Walther und Wentworth haben Theorien aufgestellt, welche z. T. richtig sind, aber ihre Bezeichnungsweise für die Wirkung der Faktoren macht die Theorien unnötig verschnörkelt.

Für die drei Hauptfarben rechnen die beiden genannten Autoren mit drei Faktoren (oder Faktorenpaaren), während man nur zwei annehmen braucht, nämlich **R** Faktor für Fuchsfarbe, **S** Faktor für schwarze Farbe. Tiere, welche beide Faktoren haben, sind braun. Bei Tieren, welche weder **S** noch **R** enthalten, kommt die ganze rezessive Pferdefarbe zum Vorschein, welche ebenfalls fuchsfarbig ist.

Mit Hilfe der Stammbücher werden Hengste mit den verschiedenen Formeln nachgewiesen.

In Übereinstimmung damit, daß schwarze Pferde in der jütländischen Rasse selten sind, wird gezeigt, daß die Formeln der braunen Pferde gewöhnlich **RrSs** oder **RRSs**, selten dagegen **RrSS** und **RRSS** sind. Es wird ferner gezeigt, daß zu einem gegebenen Zeitpunkt ungefähr 40% der braunen Pferde homozygotisch in **R**, aber nur zirka 10% homozygotisch in **S** waren.

Einer gegebenen Formel entspricht zwar eine bestimmte Hauptfarbe, aber nicht eine bestimmte Nuance. Es gibt besondere Nuancierungsfaktoren, deren Zahl und Wirkungsweise noch nicht klar gelegt ist ebensowenig wie die der Faktoren, die für die Größe und Verteilung der Abzeichen bestimmend sind.

In Übereinstimmung mit anderweitigen früheren Untersuchungen wird je ein dominierender Faktor für Schimmelung und für Scheckung nachgewiesen. Die stets zunehmende Häufigkeit der Füchse in der jütländischen Rasse wird besprochen und es wird ferner angegeben, was weiter geschehen muß, um die noch unklaren Punkte klarzulegen.

Carlsberg Laboratorium, Kopenhagen, den 21. November 1919.



### Literatur.

- Wegen älterer Literatur vergleiche A. Lang: Die experimentelle Vererbungslehre in der Zoologie seit 1900, 1. Hälfte, Jena 1914.
- Sturtevant, A. H., A Critical Examination of Recent Studies on Color Inheritance in Horses. Journ. of Gen., Bd. II, 1912.
- Walther, Ad. R., Beiträge zur Kenntnis der Vererbung der Pferdefarben. Hannover 1912.
- Wentworth, E. N., Color Inheritance in the Horse. Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbgs., Bd. XI, 1914.
- Wilson, James, Inheritance of the Dun Coat Colour in Horses. Scientif. Proc. of the Royal Dublin Soc., Bd. XII (N. S.), 1910.
-

# Eine lamarckistische Kritik des Darwinismus.

Von E. Study in Bonn.

(Eingegangen am 24. September 1919.)

Halte das Bild der Würdigen fest: wie glänzende Sterne  
Streute Natur sie aus durch den unendlichen Raum.

Auf die Lehre Darwins haben einen umgestaltenden Einfluß bis jetzt die Idioplasmatheorie ausgeübt, in ihrer präzisen Gestaltung als Lehre von der Kontinuität der Keim- oder Stammzellen, und dann die Untersuchungen, die an die Entdeckung Mendels anknüpfen. Von Forschern, die an diesem kritischen Werke beteiligt waren, dürfte vor anderen August Weismann zu nennen sein, der dem sogenannten lamarckistischen Faktor der Theorie die Daseinsberechtigung bestritt, und damit dem Neodarwinismus den Ursprung gab; sodann H. de Vries, der mit besserer Begründung als ältere Vertreter ähnlicher Ansichten den phylogenetischen Fortschritt ausschließlich diskontinuierlichen Änderungen zuschrieb, den nach ihm jetzt fast allgemein sogenannten Mutationen; endlich W. Johannsen, der auf Grund der Mendelforschung und seiner eigenen Versuche über „reine Linien“ die Lehre von der künstlichen Zuchtwahl einer gründlichen Revision unterwarf.

Nach Meinung der zuerst genannten Forscher muß der Kreis von Tatsachen, auf den die Selektionstheorie legitime Anwendung findet, im Vergleich zu Darwins ursprünglicher Lehre teils verengt, teils erweitert werden. Darwin und allerdings auch noch Weismann hatten wohl zuviel Gebrauch von der Hypothese korrelativer Verknüpfungen gemacht. Die Mehrzahl der diagnostischen Unterschiede muß ohne Mitwirkung einer Selektion entstanden sein (de Vries). Ja es konnte unter Umständen nicht nur Gleichgültiges, sondern auch entschieden Unvorteilhaftes erhalten bleiben und sich steigern — dieses letzte also trotz der

Siebwirkung der Selektion (Orthogenesislehre der Paläontologen, Hauer von Babirusa, Lomechusa-Krankheit von Ameisen u. a. m.). Daneben aber ergibt sich aus der Ablehnung des lamarckistischen Gedankens, also aus der Verwerfung einer Erbllichkeit persönlicher Anpassungen für die Vertreter des Neodarwinismus auch die Notwendigkeit, der Selektion eine nach anderer Richtung hin sehr vermehrte Tragweite zuzuschreiben. Zwar wird man Weismanns „Allmacht der Naturzüchtung“ zweifellos als Übertreibung bewerten müssen (ebenso wie die nahezu entgegengesetzte Behauptung von Johannsen, die Selektionslehre sei heutzutage jeder Grundlage beraubt). Aber die Anpassungen sind doch da, und zwar zahlreiche feine und sehr verwickelte Anpassungen; und zu ihrem Verständnis kann dem Neodarwinisten nur die Selektionstheorie helfen.

Gemeinsam ist diesen kritischen Überlegungen, daß sie unmittelbar in der Beobachtung wurzeln: und zwar gilt das auch vom Grundgedanken des Neodarwinismus, wiewohl häufig das Gegenteil behauptet wird. Die Idioplasmatheorie hat in ihrer heutigen Gestalt ihre feste Grundlage in der Zellforschung. Daß keine genügend analysierte Erfahrung die Lehre von der Erbllichkeit funktioneller Anpassungen stützt, und daß zahlreiche und unzweifelhafte Tatsachen diese Hypothese als entbehrlich erscheinen lassen, waren nicht die einzigen Argumente Weismanns, und vielleicht noch nicht einmal die stärksten, wohl aber die, auf die er selbst das größte Gewicht legte. Unmittelbar aus Beobachtungen haben ferner de Vries und Johannsen ihre Ansichten abgeleitet. Auf Erfahrung stützen sich auch noch andere Einwendungen, in denen schon Darwin selbst ernste Schwierigkeiten erblickt hat. Dahin gehören z. B. die noch nicht überwundenen Bedenken, die auf die häufige Erscheinung der Verkümmernng nicht mehr funktionierender Organe verweisen, ferner die Frage nach dem Zustandekommen solcher Anpassungen, bei denen mehrere Organe und besonders solche verschiedener Lebewesen auf verwickelte Art ineinandergreifen.

Einen mehr theoretischen Charakter hat und viel radikaler geht zu Werke eine andere Gruppe von Einwänden, die schon bald nach Erscheinen von Darwins Hauptwerk vernehmlich wurden, dann (seit 1874) in Wigands dreibändiger Kritik des Darwinismus ausführlich dargelegt worden sind, und seitdem von einer noch immer wachsenden Zahl von Schriftstellern wiederholt und variiert werden. Diese Art von Kritik beruft sich vor allem auf Logik und erkenntnistheoretische Grundsätze. Die Forschungswege selbst werden zum Gegenstande der Untersuchung gemacht: zum Beispiel wird die Methodik Newtons



zum Vergleich herangezogen. Namentlich wird von Grund aus die Art mißbilligt, wie „der Darwinist“ mit den Tatsachen umgeht, sein ganzes Verfahren wird, eben im Hinblick auf das sonst Übliche, als unwissenschaftlich hingestellt (woran von den zuerst genannten Beurteilern nicht einer gedacht hat). Seit längerer Zeit schon liegt, so heißt es, der Darwinismus auf dem Sterbelager, oder er gehört gar schon der Vergangenheit an. Ja nach dem Worte eines bekannten Zoologen und Naturphilosophen ist er eine Variation über das Thema „wie man eine ganze Generation an der Nase herumführt“. Daneben aber existiert derselbe Darwinismus, alten wie neuen Gepräges, fröhlich weiter. Jeder steht zu den Seinen, im eigenen Lager wird wenig Kritik geübt.

Wer hat nun recht? Wie soll sich „der gebildete Laie“ in dem allmählich zustande gekommenen nicht geringen Wirrwarr der Meinungen zurecht finden? Wo, vor allen Dingen, soll die Generation der angehenden Forscher ihre Führer suchen? Welches ist überhaupt das rechte Verhältnis von Erfahrung und Spekulation, über deren Minderwertigkeit wir neuerdings, unter Anführung abschreckender Beispiele, so häufig und so eindringlich belehrt werden? Bei der Schwierigkeit solcher Fragen wird es mancher begrüßen, daß uns nunmehr ein Forscher zur Urteilsbildung verhelfen will, der, als Zytologe und vergleichender Anatom, sich einen geachteten Namen erworben hat. Herr Oskar Hertwig aber stellt sich in seinem „Werden der Organismen“ (1. Auflage 1916, 2. Auflage 1918) ganz und gar auf die Seite der Gegner Darwins<sup>1)</sup>.

Dieser Art von Kritik gegenüber haben sich die Angegriffenen meistens auf ein Achselzucken beschränkt. Man meint wohl öfters, es handele sich da um philosophische Fragen, auf deren Erörterung der Naturforscher ohne Schaden verzichten kann: Es komme nicht viel dabei heraus. Mag das letzte nun auch im vorliegenden Falle zutreffen, so halte ich doch diese ganze Stellungnahme für einen verhängnisvollen Fehler<sup>2)</sup>. Unklarheiten der Begriffsbildung bedeuten für die Wissenschaft dasselbe wie Schmutz in der Körperwelt, methodische Fehlgriffe sind nicht minder schädlich als Konstruktionsmängel im Bau eines Hauses

<sup>1)</sup> Das Buch führt in der ersten Auflage den Nebentitel „Eine Widerlegung von Darwins Zufallstheorie“, in der zweiten „Zur Widerlegung von Darwins Zufallstheorie durch das Gesetz in der Entwicklung“. Übrigens findet sich darin Vieles, das mit diesem Programm nichts zu tun hat.

<sup>2)</sup> Es ist dieses übrigens nicht der einzige Fall, in dem „vornehmes Schweigen“ Unheil angerichtet hat. („Pendulationstheorie“; siehe darüber B. Wanach, Naturwissenschaften, 1919, S. 476.)

oder einer Maschine. Die Fragen, von denen die genannte Kritik ausgeht, sind zweifellos berechtigt. Entweder muß also den erhobenen Einwänden Rechnung getragen werden, oder es ist eine kräftige Abwehr am Platze. Geschieht keines von beiden, so muß das eintreten, was wirklich erfolgt ist: Enge des Gesichtskreises, Gleichgültigkeit und öde Negation können sich dann mit dem Nimbus besonderer Wissenschaftlichkeit umgeben. Verschärft worden ist dieser Zustand noch durch den Mangel an historischem Sinn, der, sehr begreiflicherweise, von den Vertretern schnell fortschreitender Wissenschaften fast unzertrennlich zu sein pflegt. Man darf sich nicht wundern, daß es da allerhand Legendenbildungen gibt. Im vorliegenden Falle hat man gar eine Karikatur in Umlauf gesetzt und für die Lehre Darwins ausgegeben. Mag der einzelne immerhin finden, daß das alles ihn nichts angeht, die Wissenschaft im ganzen muß erkennen lassen, daß sie sich auf sich selbst zu besinnen weiß. Wirksam begegnen kann man aber Angriffen der bezeichneten Art nur mit gleichen Waffen.

Mir scheint also, daß gewisse Dinge endlich einmal mit aller Deutlichkeit gesagt werden sollten. Hat man sich über das Selbstverständliche hinweggesetzt, so muß auch das gesagt werden. Darum habe ich persönliche Bedenken zum Schweigen gebracht, deren wichtigstes dieses ist, daß ich nicht zur Zunft gehöre und nicht einmal Professor der Philosophie zu sein mich rühmen darf; daß ich also, vermutlich nach vieler Ansicht, zum Mitreden selbst das Minimum von Berechtigung nicht aufbringen kann, das man dem Berufsphilosophen zwar ungern aber doch leutselig zuzugestehen pflegt. Ich habe also, vielleicht sehr unbescheidener Weise<sup>1)</sup>, der von befreundeten Fachmännern mir gewordenen Ermutigung zu einer Meinungsäußerung nicht widerstanden. Die Bedeutung der behandelten Probleme war mir Anlaß genug, es kamen aber noch der Name von O. Hertwig und der erstaunliche Erfolg seines Werkes hinzu, das trotz bedeutenden Umfangs und ungünstigster Zeitläufte nach zwei Jahren schon von neuem erscheinen konnte, und das, nach dem Vorwort dieser zweiten Auflage und nach dem, was mir selbst von Rezensionen zu Gesicht gekommen ist, in der öffentlich geübten

---

<sup>1)</sup> Siehe das Vorwort zu Nägelis Abstammungslehre. In seinem Falle hatte der grimmige alte Herr ja recht. Indessen ist auch der sogenannte Fachmann wirklicher Fachmann heute immer nur in einem sehr beschränkten Gebiet, eine Nachprüfung tatsächlicher Angaben ist nur in den seltensten Fällen möglich; ferner sind Logik und gesunder Verstand nicht Erbgüter derer vom Fach.

Kritik eine fast ausnahmslos beifällige Aufnahme gefunden zu haben scheint.

Eine umfassende Würdigung des Selektionsgedankens selbst wird man von der folgenden Untersuchung nicht erwarten dürfen. Ich weiß sehr wohl, was es damit auf sich hat. Auch schon um der Raumerparnis willen mußte ich mich im ganzen an die von O. Hertwig erhobenen Einwände halten. In dessen Buche sind aber so manche ernste Schwierigkeiten der Theorie nicht berührt worden, und brauchten nach seinem Plane auch gar nicht berührt zu werden. Wenn es nämlich richtig ist, daß der Selektionstheorie ein fester Unterbau fehlt, daß sie mit Erfahrung nichts zu tun hat, also ein Phantasiegebilde und reine Glaubenssache ist, und daß sie obendrein noch voller Widersprüche steckt — was alles von O. Hertwig und anderen behauptet und von einer Reihe von Rezensenten gutgeheißen wird — dann ist es wirklich überflüssig, auf Einzelheiten einzugehen. Es wird erst dann unvermeidlich, Darwins verwickelten Indizienbeweis zu analysieren und in das Licht der inzwischen gewonnenen Ergebnisse zu rücken, wenn sich zeigt, daß die erkenntnistheoretische und logische Kritik gegenstandslos ist oder höchstens Nebendinge trifft. Das ist dann eine Aufgabe für sich: Nur mit einer Vorfrage zu dem, worauf es nach meiner Ansicht eigentlich ankommt, werden wir es also hier zu tun haben<sup>1)</sup>.

1. An der Selektionstheorie bemängelt H. vor allem die Rolle, die sie — wie es heißt — bei der Entstehung der eigentlichen Neubildungen, der heute sogenannten Mutationen, dem Zufall einräumt, und er folgt damit vielen anderen Autoren. (Er selbst nennt v. Baer, Fechner, Wigand, E. v. Hartmann. Nach Plate sollen aber fast alle Kritiker Darwins diesen Einwand erhoben haben). „Zufällig“ (oder, an anderen Stellen, „spontan“) wurden die Mutationen von Darwin genannt „um unsere gänzliche Unwissenheit über die Ursache jeder besonderen Abweichung zu bekunden“ — wie H. richtig zitiert. Das Wort Zufall wird also hier ähnlich gebraucht, wie etwa in der Statistik und bei Kollektivbetrachtungen überhaupt, wo als zufällig die einzelne Erscheinung gilt, deren besondere Bedingtheit man nicht kennt (oder vielleicht auch nur nicht beachten will). Doch wird nicht gerade

---

<sup>1)</sup> Vgl. Naturwissenschaften, 7. Jahrgang, 1919, S. 371, 392, 406: Die Mimikry als Prüfstein phylogenetischer Theorien. In diesem Aufsatz habe ich zu zeigen versucht, daß mit den Mimikry-Erscheinungen nur der neodarwinistische Gedankengang vereinbar ist.



behauptet, daß im Mutieren sich überall ähnliche Gesetzmäßigkeiten zeigen müßten, wie wir sie bei Glücksspielen oder in der Statistik kennen<sup>1)</sup>.

Daß nun Darwin die Gesetze, denen das Mutieren folgt, nicht ohne sehr guten Grund im Dunkel gelassen hat, ist gewiß. Weiß man doch auch heute noch von den Ursachen des Mutierens und von dem Vorgang selbst so gut wie nichts<sup>2)</sup>. Die Tatsächlichkeit des gelegentlichen Vorkommens erblicher Neubildungen, also von Mutationen — ja von unzähligen und sehr mannigfaltigen Mutationen unter den Verfahren jeder heutigen Lebensform — ist aber nicht zu bezweifeln<sup>3)</sup> und auch H. hat keinen Einwand dieser Art erhoben.

<sup>1)</sup> Origin (1859—60), Chap. V, p. 131: "I have hitherto sometimes spoken as if the variations . . . had been due to chance. This, of course, is a wholly incorrect expression, but it serves to acknowledge plainly our ignorance of the cause of each particular variation". Übrigens befindet sich Darwin im Irrtum, von Zufall ist vorher gar nicht die Rede gewesen (und auch nachher wird er im Ursprung der Arten nur noch an einer Stelle erwähnt — S. 240 der 6. deutschen Ausgabe). Auch daß das Wort Zufall in diesem Zusammenhang „völlig inkorrekt“ sein soll, braucht man dem bescheidenen Forscher nicht zuzugeben.

Ich werde weiterhin nur die nicht ganz zuverlässige deutsche Übersetzung zitieren können; die späteren Auflagen des Originals sind mir zurzeit unerreichbar, da die Engländer den Leihverkehr der Berliner Bibliothek unterbunden und mir so den Bezug von Darwins staatsgefährlichen Schriften abgeschnitten haben. Vom „Variieren der Tiere und Pflanzen“ zitiere ich die dritte, nach der zweiten englischen berichtigte, deutsche Ausgabe, vom Jahre 1878.

<sup>2)</sup> Daß neue Lebensbedingungen das Mutieren befördern, ist alles, was man durch gesicherte Beobachtungen belegen kann, und das hat schon Darwin gesagt.

Auch die sonst besonders erfolgreichen Untersuchungen von H. T. Morgan und seinen Schülern an Obstfliegen der Gattung *Drosophila* sind in dieser Hinsicht ergebnislos verlaufen. Siehe das Sammelreferat von H. Nachtsheim, Zeitschrift für induktive Abstammungslehre, Bd. 20, 1919, S. 150.

<sup>3)</sup> Darum braucht nicht jede als Mutation angesprochene Änderung richtig gedeutet zu sein. Die Frage, ob bei *Oenothera lamarckiana* und anderen Pflanzen genotypische Unterschiede unter unseren Augen regelmäßig entstehen, oder ob es sich dabei nur um verwickelte Formen des Mendelns handelt, wird sich vielleicht gar nicht entscheiden lassen, ist aber auch für das phylogenetische Problem nur insofern von Bedeutung, als ihre Beantwortung im Sinne von de Vries immerhin einige sonst sehr verringerte Hoffnungen bestehen läßt. Jedenfalls müssen die heute mendelnden Unterschiede, wo immer wir sie finden, irgendwann einmal zuerst aufgetreten sein. Daß übrigens Mutationen gar nicht so selten vorkommen, zeigt die Häufigkeit der Träger letaler Erbfaktoren im Pflanzenreich (Pflanzen mit zum Teil abortierten Sporen oder abortivem Pollen, taube Samen, chlorophyllfreie Keimpflanzen). Diese müßten nämlich längst verschwunden sein, wenn sie nicht, wenigstens von Zeit zu Zeit, immer wieder

Was hat aber dann der ganze Feldzug gegen die „Zufallstheorie“<sup>1)</sup> für einen Sinn?! Glauben diese Kritiker im Ernste, daß eine Polemik gegen ein Wort, selbst wenn es ungeschickt gewählt sein sollte, die Sache trifft? Seit wann ist es verboten, auf anerkannte Tatsachen eine Theorie zu gründen? Und was weiß man denn z. B. vom Mechanismus der sogenannten direkten Bewirkung, den H. und andere ganz allgemein an Stelle der Selektion gesetzt wissen wollen? Wird nicht bei diesem sehr hypothetischen Vorgang schon die Tatsächlichkeit seiner *conditio sine qua non*, die Erbllichkeit funktioneller Anpassungen, von vielen bestritten?

Und ferner: Gibt es denn Zufall nicht überall in der Natur? Wie kommt es, daß ein bestimmtes Pollenkorn gerade auf diese Narbe gelangt, und daß der dann entwickelte Pollenschlauch zu dieser bestimmten Eizelle hin vordringt? Wie sehen denn die Zahlen aus, aus denen Mendel seine Regeln abgeleitet hatte? Was ist der Sinn dieser Regeln?<sup>2)</sup> Und wie geht es z. B. bei den radioaktiven Elementen zu? Wissen wir, warum dieses Atom heute zerfällt und jenes andere eine Million Jahre länger besteht?

Das Wort Gesetz ist menschlichen Verhältnissen entnommen, und dann bildet den Gegensatz zum Begriff des Gesetzes nicht der Zufall, sondern Willkür. Und auch als ideelles Gegenstück zu den „Gesetzen“ der Natur pflegen wir nicht einen Zufall, sondern das Wunder hinzustellen, das nichts anderes ist als der willkürliche Eingriff eines jenseits „der Welt“ stehenden und ihren Gesetzen nicht unterworfenen Wesens. Der Zufall, mindestens der Zufall, von dem hier die Rede ist, kann überhaupt nicht in Gegensatz zur Gesetzmäßigkeit gebracht werden, wiewohl das seitens vieler Autoren (zu denen auch Darwin

---

neu entstanden. Der Einwand, daß es sich in solchen Fällen, wie z. B. auch bei Trauerweiden, Dachshunden usw. nur um eine besondere Art des Mutierens handle („Verlustmutationen“), ist m. E. nicht stichhaltig. Ob die vorauszusetzenden Abänderungen in den Stammzellen in einem Zuwenig oder einem Zuviel bestehen, kann man gar nicht wissen.

<sup>1)</sup> Dieser Spottname scheint von E. Weismann S. J. herzurühren. Es hat aber Herr W. selbst so schöne Anwendungen vom Selektionsgedanken gemacht, daß es wohl keinem Zweifel unterliegen kann, daß er jene Wortprägung längst als eine Entgleisung betrachtet.

<sup>2)</sup> Zum mindesten recht unvollständig und dadurch für Fernerstehende irreleitend ist, was H. auf Seite 613 seines Buches darüber sagt. — Wegen des Zufalls als Ausgangspunkt für Gesetzmäßigkeiten in der Physik siehe Ph. Frank, Naturwissenschaften, 7. Jahrg., 1909, S. 701, 723.

gehört) geschehen ist. Es handelt sich dabei überall um Erscheinungen, die, wenn auch in verwickelter Weise, durch die Gesetzmäßigkeit der Naturvorgänge selbst bedingt sind und ihrerseits wieder Gesetzen folgen — eben denen, deren Dasein von den Eigentümern der Spielbanken und den Aktionären der Versicherungsgesellschaften praktisch ausgebeutet wird.

### Die Gegenüberstellung

#### Dort Zufall — Hier Gesetz!

die H. schon in seinem Buchtitel (und dann S. 610, 664) zum Nachteil der Selektionstheorie auszunutzen sucht, enthält außerdem noch eine gewaltige Unterschätzung des Tatsächlichen, das mit nichts, auch nicht rein-objektiv, durch „Gesetze“ erschöpft wird. Die Gleichung, mit deren Hilfe der Mathematiker die Pendelbewegung beschreibt, enthält eine willkürliche Konstante: sie sagt uns nicht, wo sich das betrachtete Pendel gerade jetzt befindet. Gäbe es eine absolute an sich ablaufende Zeit im Sinne von Newton und einen Anfang der Welt in dieser Zeit, so wäre nicht gesetzlich bestimmt, was zu Anfang war. Man kann nicht aus Newtons Gesetz ableiten, daß die Planeten sich heute Nachmittag um vier Uhr gerade dort befinden müssen, wo sie wirklich sind; z. B. sind die Stellungen und Geschwindigkeiten, die sie gestern um vier Uhr hatten, mit Newtons Gesetz ganz ebensogut verträglich. Und aus keinem Naturgesetz kann gefolgert werden, daß es überhaupt diese Sonne und ihre Planeten geben muß, und auf unserer Erde diese gerade so und nicht anders beschaffenen Organismen. Es steckt also in jeder Betätigung eines jeden Naturgesetzes eine Menge von dem, was wir gar nicht anders, denn als zufällig betrachten und nur so der wissenschaftlichen Behandlung unterwerfen können<sup>1)</sup>. Und so steht es auch mit den Mutationen. Von ihnen gilt, was Schopenhauer von den guten Gedanken sagte: Sie kommen nicht, wann wir, sondern wann sie wollen. Und wir dürfen noch hinzufügen: Es kommen auch nur die, die eben wollen.

Wenn also das Zufällige im Mutieren für die Selektionstheorie wesentlich wäre, so könnte das durchaus keinen haltbaren Einwand begründen. Es ist aber noch nicht einmal

<sup>1)</sup> „In jedem Zufall ist Gesetz und in jedem Gesetz ist Zufall“ (Jodl).

Ich unterscheide einen subjektiven und einen objektiven Zufall, worauf indessen hier nicht eingegangen werden kann.



richtig, daß die Selektionstheorie diese Zufälligkeiten verwertet. Sie kann das gar nicht.

Gibt es erbliche Unterschiede, die verschieden starke Erhaltungstendenzen haben, so gibt es eine Selektion, und diese wird immer gleich beschaffen sein, aus welchen Ursachen immer die Unterschiede entstanden sein mögen. Das ist ganz selbstverständlich, und bedarf ebensowenig einer empirischen Begründung als irgend ein mathematischer Satz. Die Selektionstheorie überlagert alle Theorien, die man über den Ursprung der erblichen Unterschiede wird aufstellen können, und ist von ihnen ganz unabhängig.

Man sollte also vernünftiger Weise nur über die quantitative Seite des Gegenstandes diskutieren. Gelingt es einmal, die Kausalkette, die die Selektionstheorie mit den Mutationen beginnen läßt, noch ein Stück weiter rückwärts zu verfolgen, dann desto besser! H. aber läßt die Darwinisten den Zufall — den Zufall selbst — zur „Grundlage für die Erforschung der Organismenwelt“ machen (S. 664). Davon ist gar keine Rede. Wenn ich mir ein Haus aus roten Ziegelsteinen erbaue, so arbeite ich mit den Steinen und nicht mit ihrer Farbe, auch brauche ich nicht zu wissen, woher sie kommen. Erschiene ein Zauberer und machte alle Steine blau, so bliebe doch die Konstruktion dieselbe. Auf die Konstruktion, auf die logische Struktur der Selektionstheorie kommt es an, nicht auf die von H. und anderen betonten Nebendinge.

Zu alledem tritt noch ein Umstand, der einer gewissen Komik nicht entbehrt. Das „Gesetz in der Entwicklung“ nämlich, das H. schon in seinem Buchtitel so zuversichtlich dem Zufall gegenüberstellt, ist reine Zukunftsmusik — es ist zugestandenermaßen völlig unbekannt!! (Siehe S. 636 und 640 — Zitat nach G. Wolff. Vergl. auch S. 545/6). Ohne Frage, es ist im höchsten Maße bedauerlich, daß dieses wichtige Problem heute noch so hoffnungslos aussieht wie zu Darwins Zeiten. Wenn aber einer ein Problem heute nicht zu lösen weiß — wie kommt er dazu, einem anderen, der es vor 60 Jahren nicht lösen konnte, einen Vorwurf daraus zu machen?

Wie flüchtig müssen doch alle diese Schriftsteller gelesen haben<sup>1)</sup>, die gegen Darwins „Zufallstheorie“ polemisieren, und wie wenig

<sup>1)</sup> S. z. B. „Variieren“ II, S. 264, wo D. zu dem Schluß kommt, „daß jede Modifikation ihre eigene distinkte Ursache haben müsse und nicht das Resultat von etwas sei, das wir in unserer Blindheit Zufall nennen“.

können sie über die Sache selbst nachgedacht haben — Naturforscher wie Philosophen!

Auf andere Weise geht aber wirklich Zufälliges — eine andere Art von Zufall — auch in die Selektionstheorie selbst ein. Ein Beispiel wird das erläutern. Vögel oder Insekten, die in ein fernes Land verschlagen werden, Pflanzen und Tiere, die der Mensch hier- oder dorthin bringt, werden nicht sofort ihre ganze Natur umgestalten können. Sie werden vielmehr unter den neuen Verhältnissen ihre Art nur dann fortpflanzen, wenn sie sich schon so wie sie einmal sind, dafür eignen. Diese ihre Eignung nun ist, wiewohl selbstverständlich kausal bedingt, doch nicht durch jene fremde Umwelt bedingt. Es handelt sich also um ein Zusammentreffen von Kausalreihen, die, soweit wir sie überhaupt verfolgen können, voneinander unabhängig sind, und dann spricht man von Zufall. Ähnlich verhält es sich nach der Selektionstheorie (der reinen, neodarwinistischen, nicht mit Lamarckismus vermischten Selektionstheorie) ganz allgemein mit allen Mutationen. Zwar wird die Umwelt, in die eine Mutante gerät, in der Regel nur sehr wenig verschieden sein von der, in der ihre Vorfahren gelebt haben, und von dieser Umwelt war die Art des Mutierens gewiß nicht unabhängig. Aber als ein zweiter und wahrscheinlich weit überwiegender Faktor kam hier die historisch bedingte Beschaffenheit der Lebewesen selbst in Betracht, das Produkt einer äonenlangen Entwicklung, deren Einzelheiten sich unserer Kenntnis entziehen. Für uns ganz unmerkliche Unterschiede mochten dabei sehr ins Gewicht fallen<sup>1)</sup>. Ein die Eignung automatisch verbessernder Zusammenhang zwischen den wechselnden Einflüssen der Außenwelt und der Art des Mutierens, also eine allein in der Natur der Organismen begründete Fähigkeit zur Erwerbung von erblichen Anpassungszuständen ist nun nach der Selektionstheorie (im Gegensatz zum Lamarckismus) nicht anzunehmen. Dann aber entscheidet über die Bewährung einer Mutation, über die größere oder geringere Eignung der entstandenen Mutante in der Konkurrenz mit ihren Verwandten nur der Erfolg, der, als ein Späteres, kein Glied der Kausalkette gebildet haben kann, die zur Entstehung der Mutante geführt hat. Man hat also auch hier noch ein Zusammentreffen wenigstens teilweise voneinander unabhängiger Kausalketten, und damit einen Zufall festzustellen. Es läßt sich nicht vorher sagen, mindestens nicht mit Sicherheit, ob eine Mutante, eine neue Getreide-

<sup>1)</sup> Darwin hat diesen Punkt ausführlich erörtert. „Variieren“ II, S. 289 u. ff.

sorte zum Beispiel, sich für die Bedingungen eignen wird, unter denen sie zu leben gezwungen ist, sei es durch Menschen oder durch Umstände anderer Art. Und da dieser Sachverhalt sich nicht wird leugnen lassen, so wird man auch gegen diese Art von Verwertung des Zufallsbegriffs nichts Haltbares vorbringen können. (Experimente von H. Nilsson auf der Versuchsstation von Svalöf).

2. Im Zusammenhang mit dem soeben zurückgewiesenen Einwand steht ein anderer, der ebenfalls von Wigand herrührt. Es soll zu den Voraussetzungen der Selektionstheorie gehören, daß die erblichen Neubildungen (Mutationen) regellos sind, daß sie „richtungslos“ (?) verlaufen, derart, daß sogar jede „beliebige“ (!) Änderung (Mutation) der Theorie zur Verfügung steht. Hertwig kommt immer wieder auf diese auch von anderen unzählige Male wiederholte Behauptung zurück (z. B. S. 591, 593, 610, 611, 613, 663). Wo aber bei Darwin die Behauptung einer Regellosigkeit des Variierens oder gar die der Möglichkeit „beliebiger“ Änderungen stehen soll, ist mir unbekannt.

Ich fordere hiermit Herrn Hertwig auf, genau die Stellen anzugeben, auf die er seine Behauptung stützen will, soweit sie sich auf Darwins eigene Lehre bezieht. Daß jedoch in der Darwinistischen Literatur von derartigem öfter die Rede ist, kann nicht in Zweifel gezogen werden. Aber ebenso gewiß dürfte sein, daß es sich dann bei ernst zu nehmenden Schriftstellern immer nur um eine ungenaue Ausdrucksweise handeln kann. Wenn z. B. ein Forscher wie de Vries ähnliche Worte braucht, so will er damit überhaupt nicht eine theoretische Meinung ausdrücken, sondern nur eine tatsächliche Feststellung machen. Die Worte dienen der Beschreibung, nicht der Erklärung. Gemeint ist zweifellos: Ohne erkennbare Regel, bald hierhin bald dorthin gehend, nach vielerlei Richtungen, die sich einem Gesetz nicht zu fügen scheinen. Nur das kann gemeint sein, denn die entgegengesetzte Annahme, daß wirklich alles oder auch nur „fast“ (?) alles Erdenkliche oder „Beliebige“ im Bereiche der Mutationsmöglichkeiten liegen soll, ist dermaßen abgeschmackt, daß man sie niemandem ohne bündigen Beweis zuschreiben darf, am allerwenigsten aber Forschern wie Darwin oder de Vries.

Auch Darwin selbst, der nicht ahnen konnte, mit was für Augen nicht etwa fanatisierte Theologen, sondern Naturforscher noch nach 60 Jahren sein Lebenswerk betrachten würden, hat nicht überall die Worte so gewählt, daß jede Mißdeutung ausgeschlossen sein



müßte<sup>1)</sup>. Es ist aber ein allgemein anerkannter Grundsatz, daß Stellen, deren Sinn nicht ohne weiteres klar ist, nach dem Zusammenhang beurteilt werden müssen, in dem sie stehen<sup>2)</sup>. Außerdem ist es pedantisch, eine bis zur Pedanterie getriebene Genauigkeit zu verlangen, und geradezu unbillig wird diese Art von Urteilsbildung gegenüber einem schöpferischen Geiste wie Darwin, der mit der Darstellung seines umfangreichen Gedankenkomplexes wahrlich genug Schwierigkeiten zu überwinden hatte und ganz selbstverständlicherweise Anspruch hat auf eine großzügige Art der Urteilsbildung. Und vor allen Dingen: Was kann mit dergleichen gegen die Selektionstheorie ausgerichtet werden? Es ist doch ganz selbstverständlich, daß man keine Theorie für alles verantwortlich machen darf, was von diesem und jenem, und selbst von ihrem Urheber, in ihrem Namen vorgetragen worden ist. Wieviele naturwissenschaftliche Theorien würden wohl vor dieser Art von Kritik bestehen können? Ist denn sonst immer alles gleich fix und fertig auf die Welt gekommen, und in jeder Zeile bis aufs i-Tüpfelchen genau ausgedrückt werden? Wo ist ein fruchtbarer Gedanke, der nicht von den eigenen Anhängern entstellt oder verkehrt angewendet worden wäre? Wer zu einem wissenschaftlich-brauchbaren Werturteil kommen will, der muß Inhalt und Form, Hauptsache und Beiwerk, Stoff und Personen zu trennen wissen, wer historische Gerechtigkeit sucht, muß auch noch die Zeitlage berücksichtigen und die verschiedenen Personen gehörig auseinander halten. Das ist nicht immer leicht, verlangt also Aufmerksamkeit. O. Hertwig aber versucht es kaum, und er geht in seiner Voreingenommenheit so weit, daß er gegebene Organismen auf bestimmte Reize — nach der Selektionstheorie — „in beliebiger Richtung“ reagieren und variieren läßt (S. 610); so daß die Selektionstheorie, ganz wie bei Wigand, in eine natürlich nur eingebildete Kollision mit der unerläßlichen Voraussetzung der Naturwissenschaften, der Annahme eines unbedingt gesetzlichen Ablaufs

<sup>1)</sup> Z. B. Origin, S. 31, wo er einen enthusiastischen Züchter reden läßt: „Selection is the magicians wand, by means of which he may summon into life whatever form and mould he pleases“.

Wie hübsch würde es sich nicht ausgenommen haben, wenn da eine lehrhafte Bemerkung dabei gestanden hätte, daß dies nur eine poetische Übertreibung und also beileibe nicht buchstäblich zu nehmen, sondern so und so zu verstehen sei!

Wie Darwin über Kraftausdrücke der Züchter dachte, zeigt eine Stelle in seinem Briefwechsel. (Deutsche Ausgabe, III, S. 32.)

<sup>2)</sup> Vergl. die Anmerkungen zu Nr. 4 und Nr. 12.

der Naturvorgänge kommt<sup>1)</sup>. Reagieren als gleich betrachtete Organismen auf gleiche Reize in verschiedener Weise, wie sie es tatsächlich sehr oft tun (auch wo es sich um das Auftreten erblicher Neubildungen handelt), so sind sie eben verschieden, unsere Abstraktionen werden dem Reichtum der Wirklichkeit nie gerecht. Wenn jemand sagt, daß er die Gesetze nicht kennt, nach denen ein Kristall wachsen kann, so sagt er damit nicht, daß es solche Gesetze nicht gibt. Daher ist völlig verfehlt die auch schon von Wigand dazu gegebene Versicherung, daß sich der Darwinismus zu den Aufgaben der exakten Naturwissenschaften und auch zu deren Forschungsmethoden in scharfem Gegensatz gestellt habe („worüber sich die eingefleischten Darwinisten doch endlich einmal klar werden sollten“ — Hertwig, S. 663, 664). Es ist unbegreiflich, wie gerade Biologen (Wigand und Hertwig, S. 659) auf den Gedanken verfallen konnten, der Selektionstheorie gegenüber auf die Erfolge Newtons hinzuweisen, da ihnen doch deutlicher als jedem anderen der gewaltige Unterschied in der Verwicklung der Probleme und die Unzulänglichkeit aller Versuche zu ihrer Bewältigung hätte vor Augen stehen müssen.

3. „Während die Selektionstheorie den Schein erweckt, alles zu erklären, vermag sie doch in keinem Fall uns über den Verlauf und die wirklichen Ursachen eines Vorgangs zu belehren.“ (S. 629, gesperrt gedruckt.)

Wieder verwechselt hier H. die Selektionstheorie mit gewissen ihrer Vertreter, worauf dann später noch eine ganze Gruppe von Einwänden aufgebaut wird, die die Sache überhaupt nicht treffen (S. 638). Was im zweiten Teile des angeführten Satzes gesagt wird, ist in der Hauptsache gewiß richtig, kann aber durchaus kein abfälliges Urteil begründen. Diese tatsächlich vorhandenen Mängel betreffen Anwendungen der Theorie und beruhen größtenteils auf der Unvollkommenheit unserer Kenntnisse. Keine Theorie zur Abstammungslehre kann verantwortlich

---

<sup>1)</sup> Wie unberechtigt das ist, geht schon aus einigen Stellen des „Origin“ hervor. S. 132: We may feel sure that there must be some cause for each deviation of structure, however slight. Oder S. 170: A cause for each [slight difference in the offspring from their parents] must exist.... Aber es bedarf ja gar nicht solcher Hinweise, bei der Absurdität der gemachten Unterstellung. (Vergl. auch das Zitat auf S. 41).

Merkwürdigerweise führt auch H. selbst eine solche Stelle an (S. 607), aus einer späteren Ausgabe von Darwins Hauptwerk. (S. 233 der fünften, 242 der sechsten deutschen Auflage.)

gemacht werden für die Lücken der paläontologischen Überlieferung oder dafür, daß die Physiologie „ihr schwierigstes Problem“ noch nicht zu lösen vermocht hat. Man muß sich eben bescheiden und sich an solche Fälle halten, wo die Schwierigkeiten geringer sind. Solche gibt es zum Glück. Für die übrigen hat man dann noch den Analogieschluß zur Verfügung. In der Ausfüllung von Lücken durch Hypothesen ist man gewiß sehr oft nicht vorsichtig genug gewesen, aber das ist kein Einwand gegen die Theorie. Natürlich befindet sich der Lamarckismus diesen Schwierigkeiten gegenüber in keiner besseren Lage (was H. ganz übersehen zu haben scheint!).

4. Noch befremdlicher als solche Gedankenlosigkeiten ist der (wiederum gesperrt gedruckte) Satz „bei dem heutigen Stande der Wissenschaft“ könne es nicht mehr zweifelhaft sein, daß Mutationen unabhängig von Selektion entstehen (S. 616). Ist es glaubhaft, daß die neuesten Fortschritte der Wissenschaft nötig waren, um eine solche Binsenwahrheit an den Tag zu bringen? Aber allen Ernstes behauptet O. Hertwig (S. 625, 660, 663), durch Nichtbeachtung dieses Umstandes sei das Problem „des Werdens“ der Organismen „verschleiert worden“! „Denn, wie jeder leicht einsehen wird, verändert eine zwischen verschiedenen Gegenständen getroffene Auswahl nicht die Eigenschaften derselben“. Wie jeder leicht einsehen wird! Konnten Darwin und alle seine Nachfolger wirklich so auserlesene Dummköpfe sein, das nicht einzusehen? Hätte also nicht hier wenigstens H. der Gedanke kommen sollen, daß die Ursache seines Nichtverstehens ganz allein in ihm selbst lag?<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> In der 6. deutschen Ausgabe des Ursprungs der Arten steht auf Seite 101:

„Einige Schriftsteller haben . . . gemeint, natürliche Zuchtwahl führe zur Veränderlichkeit, während sie doch nur die Erhaltung solcher Abänderungen einschließt, welche dem Organismus in seinen eigentümlichen Lebensbeziehungen von Nutzen sind. Niemand macht dem Landwirt einen Vorwurf daraus, daß er von den großen Wirkungen der Zuchtwahl des Menschen spricht, und in diesem Falle müssen die von der Natur dargebotenen individuellen Verschiedenheiten [nach heutiger Anschauung und Terminologie Kombinationen], welche der Mensch in bestimmter Absicht zur Nachzucht wählt, notwendigerweise zuerst überhaupt vorkommen“.

Solche Stellen gibt es noch mehrere. Siehe namentlich noch „Variieren“ II, S. 287, wo gesagt wird, daß Zuchtwahl „durchaus gar keine (!) Beziehung zu der primären Ursache irgend einer besonderen Variation“ haben kann.

Es erfreut sich also auch diese Unterstellung Hertwigs schon eines ziemlich ehrwürdigen Alters; Darwins Berichtigungen haben seinen neuesten Kritiker nicht erreicht . . . .



5. „Kleine Organisationsunterschiede besitzen, auch wenn sie vorteilhaft sind, keinen Selektionswert“ (S. 630). Wieder scheint Ähnliches ein ganzes Heer von Autoren gesagt zu haben, deren H. nicht weniger als neun, Plate sogar elf aufzählt. Hertwig ist aber dabei ein kleiner Unfall zugestoßen, der etwas peinlich sein sollte für einen Schriftsteller, der alle Augenblicke **Logik!!** ruft. Bei erblichen Unterschieden, um die allein es sich handelt, ist nämlich Vorteilhaftsein und Selektionswert haben genau dasselbe.

6. „Kleine Unterschiede können bei der Entscheidung über Leben und Tod keinen Ausschlag geben“ (Ebenda).

Man darf wohl fragen, wie groß denn der Unterschied sein soll zwischen zwei Tieren, von denen das eine irgend welche Gefahren übersteht, während das andere zugrunde geht. Es ist bekannt genug, daß die einzelnen Kombinationen in einem Zeugungskreis Unterschiede darbieten können, die sich auf den Widerstand gegen Krankheiten oder Umbilden der Witterung beziehen, oder auf die Zeit der Reifung usw.; und die sonstigen Verschiedenheiten, die man an dergleichen Sorten bemerkt, brauchen nicht größer zu sein als die in dem Zeugungskreis bemerkbaren Unterschiede überhaupt. Ein jeder findet das bestätigt, wenn er den Kreis seiner Freunde durchmustert; außerdem hat man die Erfahrungen der Züchter, besonders die der Versuchsstation von Svalöf, deren Bedeutung eben darauf beruht, daß schwer erkennbare Unterschiede dennoch lebenswichtig sein oder in der Kultur es werden können. Veranlaßt durch Untersuchungen über Rostpilze hat man den Begriff der „biologischen Art“ gebildet: Lebenswichtige Unterschiede können auf so geringen Differenzen beruhen, daß solche überhaupt noch nicht durch den Augenschein nachgewiesen werden konnten. An das alles scheint H. nicht gedacht zu haben. Oder sollte er etwa der Meinung sein, daß lebenswichtige Unterschiede groß genannt werden müssen? Dann allerdings wäre seine Behauptung vollkommen richtig, nämlich eine Tautologie,  $a = a^1$ ).

<sup>1)</sup> Unklarheiten, wie sie in den Begriffen Groß, Klein liegen, lassen sich schlechterdings nicht vermeiden. Es fehlt eben ein exakter Maßstab. Darwin verstand unter kleinen Unterschieden wohl meistens solche, die klein waren im Vergleich zu denen, die in der Klassifikation, in der Terminologie der Systematiker zum Ausdruck kamen; wobei es dahingestellt bleiben mag, ob er etwa den Unterschied von *Rhododendron ferrugineum* und *Rhododendron hirsutum* nicht ebenfalls noch als klein bewertet haben würde, wenn jemand ihm diese Frage vorgelegt hätte.

Heute ist die Sachlage insofern günstiger geworden, als es wahrscheinlich geworden ist, daß es kleinste, nicht weiter zerlegbare Unterschiede erheblicher Natur gibt. Eine

Zu bemerken ist übrigens auch noch, daß es sich bei der Selektion nicht immer um Leben und Tod, wohl aber, und zwar immer, um die Fortpflanzung handelt.

7. Daß die Selektionstheorie eine „ausgiebige“ Verdrängung benachteiligter Mitbewerber erfordert, spricht H. Nägeli nach, der für H. überhaupt die Bedeutung eines Orakels zu haben scheint. Es ist das aber ein verschwommener Gedanke, und H. verdirbt ihn noch weiter durch Hinzufügung einer Erläuterung, in der er drei Individuen 10000 andere verdrängen läßt. Was heißt ausgiebig? Was sich ohne Anwendung von Mathematik sagen läßt, ist ja nur: Je schwächer die Verdrängung, desto länger die benötigten Zeiträume. Alles ist ausgiebig genug, wenn die Zeit lang genug ist. Einen Schwellenwert der Selektion annehmen zu wollen, verrät Unfähigkeit zum primitivsten mathematischen Denken. Daran würde selbst dann nichts zu ändern sein, wenn 999 Kritiker, statt ihrer 9, sich dafür eingesetzt hätten. Man muß schon alles eigenen Denkens entwöhnt sein, um sich in solchem Falle durch Namen einschüchtern zu lassen. Beobachten und Experimentieren ist eine Sache, Theoretisieren eine andere. Es war ein Fehlgriff von Plate, dergleichen als beachtungswert hinzustellen, mochte es nun von Nägeli oder wem immer herühren.

Alles was H. über die Begriffe Nutzen, Konkurrenz usw. sagt, hat nicht Hand noch Fuß. Unklar sollen sie sein (S. 620, 626, 628). Da indessen sich das doch wohl nicht von selbst versteht, und H. nicht sagt, worin die angebliche Unklarheit liegen soll, so ist seine eigene Behauptung unklar. Wir lassen das also auf sich beruhen. Als Beispiel für Hertwigs Gedankenlosigkeit diene aber noch G. Wolffs berühmte Lehre vom Situationsvorteil, die H. übrigens auch schon in Wigands Enzyklopädie antidarwinistischer Verkehrtheiten hätte finden können:

8. „Bei einem Eisenbahnunglück bleiben nicht diejenigen unverletzt, die zufällig die festesten Knochen haben, sondern diejenigen, die zufällig die günstigsten Plätze einnehmen“ (S. 635).

Ganz richtig. Nur hat das mit Selektion nichts zu tun. Denn es kommt nach der Theorie nicht auf die an, die unversehrt bleiben, sondern im Gegenteil auf die Verunglückten. Von ihnen werden sich manche erholen, sagen wir 50 unter 100. Unter diesen 50 werden dann einige

---

Stammform und ihre Mutante scheinen sich öfter nur so zu unterscheiden wie etwa zwei Orthoparaffine  $C_n H_{2n+2}$  und  $C_{n+1} H_{2n+4}$ , oder vielmehr wie die entsprechenden Radikale  $-(CH_2)_{n-1} CH_3$  und  $-(CH_2)_n CH_3$ , so nämlich, daß es keine Zwischenbildungen gibt.

mehr tüchtige Knochen haben (und die Anlagen dazu vererben können) als unter den 50 übrigen. Aber soweit denken diese neunmal klugen Kritiker nicht — wo bliebe dann ihre Kritik!<sup>1)</sup>.

Ein Grundfehler aller dieser Argumentationen liegt darin, daß die Autoren es unterlassen, verwickelte Erscheinungen in ihre Komponenten zu zerlegen: was doch das einzige Mittel ist, sie überhaupt begreiflich zu machen. Der Vorteil oder Nachteil der Situation ist überlagert mit dem Vorteil oder Nachteil, der auf genotypischen Unterschieden beruht. Eine gesetzmäßige Verschiebung der genotypischen Zusammensetzung eines Zeugungskreises kann nicht auf dem Wechsel der Situation beruhen, der nur den Gesetzen des Zufalls gehorcht (und auch nicht auf dem Vorkommen sogenannter Plus-Minus-Variationen), sondern nur auf dem Dasein genotypischer Unterschiede, die den Situationswechsel überdauern. Säkulare Änderungen eines Klimas sind darum nicht minder wirklich, weil sie von dem Wechsel von Wind und Wetter bis zur Unkenntlichkeit verdeckt werden. „Steter Tropfen höhlt den Stein“, sagt das Sprichwort. Aber es gibt Naturforscher, die sich so anstellen, als ob sie das nicht begreifen könnten.

9. Daß H. mit dem von ihm so genannten metaphysischen Problem der Zweckmäßigkeit nicht zurechtkommen kann, ist hiernach nicht zu verwundern. Einmal zitiert er beifällig des vitalistischen Philosophen E. v. Hartmann Ausspruch, die „Teleophobie“ in Darwins Lehre sei eine in der modernen Naturwissenschaft grassierende Kinderkrankheit (S. 650), und dann, nur eine Seite später, will er die Begriffe Mittel und Zweck durch die Worte (!) Ursache und Wirkung ersetzen. Das Zweckmäßige ohne Eingreifen einer zwecksetzenden Kraft zustande kommen zu lassen, ist für ihn ein Widerspruch (er selbst sagt „ein logischer Widerspruch“ S. 649, 650), und gleich G. Wolff findet er, daß Darwin die Zweckmäßigkeit als etwas in der Natur der Organismen schon Vorhandenes voraussetzt. In der logischen Fassung seiner Gedanken ließ eben Darwin es allerorten an der wünschenswerten Schärfe fehlen! (S. 650).

H. übersieht hier, gleich anderen, daß zweckmäßig in diesem Zusammenhange nur ein bildlicher Ausdruck ist, der allerdings, wegen der weiten Verbreitung der Kunst des Mißverstehens, hätte

<sup>1)</sup> Übrigens hat auch Darwin selbst schon auf diesen Einwand geantwortet (Ursprung der Arten, 6. deutsche Ausgabe, S. 108, 109). Es beliebt den Kritikern Darwins eben nicht, hiervon Kenntnis zu nehmen.



vermieden werden sollen<sup>1)</sup>. Zweckmäßig heißt in diesem Sinne, was auf den naiven Realisten den Eindruck macht, als sei es von einem denkenden Wesen mit zielbewußter Absicht hervorgebracht worden. Ist das, im Falle des naiven Realisten, eine bloße Einbildung, und im Munde des Selektionisten nur ein Gleichnis, eine pädagogisch gemeinte aber natürlich überflüssige Konzession an Denkgewohnheiten, die nicht die des Naturforschers sind, so ergibt sich da auch kein Problem, das über die mit den Tatsachen selbst gegebenen Probleme hinausginge. Wie kamen in der Folge der Geschlechter neue Organisationen zustande, und aus welchen Ursachen meist gerade solche, die die Lebensmöglichkeit der Organismen erweitern konnten, ist eine wissenschaftliche Frage. **Eine objektive Zweckmäßigkeit und ein „Problem der Zweckmäßigkeit“ aber gibt es nicht.** Es steht damit gerade so wie mit dem sogenannten Problem der Willensfreiheit und anderen metaphysischen Hirngespinnsten<sup>2)</sup>. Problematisch kann höchstens sein, wie man solche Scheinprobleme hat konstruieren können; doch das gehört in die Geschichte der Wissenschaft, und, wo es heute noch weiterlebt, in die Pathologie des Erkenntnistriebes. Wie die Sache in Wirklichkeit liegt, sieht man klar an einem ähnlichen Falle. Dichter oder Kinder mögen meinen, daß Blumen und Sterne ins Dasein gerufen worden seien, damit der Mensch, diese Krone der Schöpfung, seine Freude an ihnen habe. Aber niemand denkt daran, aus solchen Gaukelbildern einer anthropozentrischen Phantasie ein Problem abzuleiten.

Natürlich muß dann „zweckmäßig“ — wenn man dieses mißliche Wort einmal brauchen will — soweit es wirklich in Deduktionen eingeht, eine andere Bedeutung haben, und in diesem Doppelsinn eines Wortes liegt die einfache Erklärung des von Hertwig bemängelten eben nur für ihn und seinesgleichen vorhandenen Widerspruchs. In der Selektionstheorie ist zweckmäßig gleichbedeutend mit nützlich, vorteilhaft, lebensfördernd. Nehmen wir z. B. an, es seien in gegebenem

---

<sup>1)</sup> Darwin hat sich besonders im Orchideenbuch einer teleologischen Ausdrucksweise bedient. Man lese nun in seinem Briefwechsel (III, S. 264, 265), was das für Wirkungen gehabt hat. Auch W. Pflügers gedankenreiche Schrift „Die teleologische Mechanik der lebendigen Natur“ ist Mißverständnissen ausgesetzt gewesen.

<sup>2)</sup> Hiermit soll nicht gesagt sein, daß nicht auch in Begriffen wie dem der Willensfreiheit ein gesunder Kern stecken könnte. Einen m. E. wohl gelungenen Versuch in dieser Richtung hat der Physiker O. Wiener gemacht (Deutsche Revue, 1919, S. 256).

Zeugungskreis ein Paar mendelnder Anlagen X, Y und dem entsprechend dreierlei Individuen XX, XY, YY vorhanden. Es kann dann sein, daß die individuelle Fortpflanzungsaussicht der Homozygoten vom Typus XX größer ist als die Fortpflanzungsaussicht derer vom Typus YY<sup>1)</sup>. In diesem Falle heißt die Anlage X, im Vergleich zu Y, nützlich oder vorteilhaft, Y, im Vergleich zu X, schädlich oder unvorteilhaft. Von jeder Generation  $G_n$  zur nächsten  $G_{n+1}$  werden sich dann, abgesehen von zufälligen Schwankungen, die Relativzahlen  $x_n : y_n$  der vertretenen Entwicklungsanlagen so verschieben, daß  $x_{n+1} : y_{n+1} > x_n : y_n$  wird, und überdies wird dann, nach einer vielleicht sehr großen aber endlichen Zahl von Generationen die Anlage Y ganz aus dem Zeugungskreis verschwinden. In Wirklichkeit werden gewöhnlich mehrere, vielleicht viele, Paare mendelnder Anlagen betrachtet werden müssen. Die Sache liegt dann etwas verwickelter, aber ähnlich. Der Begriff des Nutzens ruht also auf dem der Fortpflanzungsaussicht, der mit einem Ziel oder Zweck nicht das Mindeste zu tun hat, ebenso wenig damit zu tun hat, wie der Begriff der Lebenserwartung, der in der Versicherungsmathematik gebräuchlich ist<sup>2)</sup>. Beide Begriffe ruhen auf dem mathematischen Begriff des Wahrscheinlichkeitsmaßes. Von einem Anthropomorphismus (den hier nicht Hertwig, aber andere zu tadeln finden) ist nicht die kleinste Spur vorhanden<sup>3)</sup>.

<sup>1)</sup> „Fortpflanzungsaussicht“ ist nicht schlechthin das Maß der Aussicht auf Nachkommenschaft; eine Nachkommenschaft, die phylogenetische Bedeutung erlangen soll, muß noch weitere Forderungen erfüllen, namentlich ihrerseits nicht minder fortpflanzungsfähig sein. Für die meisten Zwecke ausreichend kann man etwa definieren: Fortpflanzungsaussicht des Individuums ist das Maß der Wahrscheinlichkeit dafür, daß es bei Fortdauer der zurzeit bestehenden Verhältnisse eine unbegrenzte Folge von Nachkommen hinterläßt. Nur über den Fortschritt, der auch innerhalb aussterbender Zeugungskreise noch stattfinden kann, läßt sich aus dieser Definition nichts ableiten. Doch ist es hier wohl nicht nötig, auf diesen ziemlich bedeutungslosen Fall Rücksicht zu nehmen. Will man es doch tun, so muß man den erklärten Begriff etwas abändern.

<sup>2)</sup> Der Zahlenwert der Fortpflanzungsaussicht des Einzelwesens wird sich nie recht ermitteln lassen und noch weniger kann man geringe Unterschiede solcher Zahlen aufweisen. Aber es kommt nur auf das Vorhandensein solcher Unterschiede an; ob sie im einzelnen Falle da waren, ob groß genug und von welcher Art, kann nur nach einer Anzahl von Generationen nach dem Effekt der tatsächlich eingetretenen Selektionswirkung einigermaßen beurteilt werden.

<sup>3)</sup> Mein verehrter Kollege, der Paläontologe G. Steinmann, der diesen oft vorgebrachten Tadel wiederholt, hat noch hinzugefügt, der Nutzen sei schwer zu beurteilen, und mit Einführung dieses Begriffs werde subjektiven Meinungen Tür und Tor geöffnet. Das ist richtig, beweist aber zuviel. Der Zustand der Himmelskörper, zum Beispiel, ist

Zu Unrecht wundert sich, bei der Verworrenheit seiner Stellung zum Zweckbegriff, O. Hertwig, daß man ihn für einen Vitalisten gehalten hat (S. 21). Er beruft sich dabei auf Nägeli, der gewiß kein Vitalist gewesen sein soll. Aber auch Nägeli war schon dasselbe begegnet, und auch er hatte sich zu Unrecht verwundert. Nägeli war nämlich Urheber oder vielmehr Wiederentdecker jenes schon öfter aufgetauchten mystischen Vervollkommnungsdranges oder Progressionsprinzips, zu dem auch H. sich früher bekannt hat, und zu dem er sich indirekt auch jetzt noch bekennt, durch sein bedingungsloses Eintreten für die Ansichten von Nägeli. Wollte H. nichts mehr wissen von diesem Gedanken, so mußte er das mit klaren Worten sagen. Die wahre Geistesverwandtschaft Hertwigs offenbart sich übrigens auch durch seine Zitate. Immerwährend finden wir ihn in Gesellschaft von Vitalisten (z. B. S. 608: v. Baer, Wigand, E. v. Hartmann, Nägeli, Krapotkin, Driesch, G. Wolff, Pauly!). Daher hat dann auch noch ganz neuerdings ein vitalistischer Rezensent Hertwigs Proteste kurzer Hand zur Seite geschoben, und so ganz Unrecht hat er nicht. Vergl. Nr. 21.

10. Der erwähnte Einwand, daß die Selektionstheorie einen *circulus vitiosus* erhält, daß sie nämlich — nach Darwin — das angeblich zu Erklärende, die vermeintliche Zweckmäßigkeit, als etwas in der Natur schon Vorhandenes voraussetzt (S. 650), ist ganz und gar hinfällig. Die Selektionstheorie erhebt keinen Anspruch darauf, die Tatsache des Lebens mit allen seinen Organisationen zu erklären (wie G. Wolff die Sache darstellt). Die Selektionstheorie nimmt das Leben und sonst noch vieles Einzelne als unverstanden hin, wie es z. B. auch die Physiologie tun muß. Es handelt sich überall nur um Unterschiede<sup>1)</sup>, und hauptsächlich werden Zustände verglichen, die in der Zeit aufeinander folgen. Vorausgesetzt wird nur die sporadische Entstehung von allerlei Mutationen. Diese lassen sich einteilen in nützliche, indifferente und schädliche. Eine dieser drei Eigenschaften müssen sie

---

ebenfalls schwer zu beurteilen, und das sollte ein Grund sein, sich nicht darum zu kümmern? Und wird nicht mit jedem Problem falschen Lösungen Tür und Tor geöffnet? In Steinmanns Buch kommt auch das Wort Anpassung nicht vor: Das wäre ja doch wieder der Nutzen. Aber auf diese Art lassen sich Tatsachen und Probleme nicht wegschaffen.

<sup>1)</sup> Ursprung der Arten, 6. deutsche Ausgabe, S. 287: „Ich will hier vorausschicken, daß ich nichts mit dem Ursprünge des Lebens selbst zu schaffen habe. Wir haben es nur mit der Verschiedenheit . . . der Tiere in einer und der nämlichen Klasse zu tun.“



haben, das ist nicht eine Voraussetzung, sondern eine Selbstverständlichkeit, und da die Selektionstheorie mit dieser ganzen Alternative operiert, so ist nicht zu sehen, wo der *circulus vitiosus* stecken sollte.

Anders liegt die Sache, in bezug auf die Entstehung der Anpassungen, beim Lamareckismus — dem von O. Hertwig vertretenen Mechano-lamareckismus. Hier wird uns wirklich, wie G. Wolff sagte, das Nützliche tropfenweise eingegeben, nämlich gerade das Nützliche, nicht auch Schädliches dazu, das erst eliminiert werden müßte<sup>1)</sup>. Aber auch da ist kein *circulus vitiosus* vorhanden, da der Lamareckismus von der Tatsache der funktionellen Anpassungen ausgeht, die zu erklären er nicht verpflichtet ist.

11. Nach H. ist die Selektionstheorie mit den Ergebnissen der Mendelforschung „nach allen Richtungen“ (!) unvereinbar (S. 613 u. ff.). Die Selektion soll nämlich keiner kumulierenden Wirkung fähig sein, weil in Kulturen eine solche sich angeblich nicht gezeigt hat.

Soweit die Selektionstheorie eine kumulierende Wirkung der natürlichen Anlese in Anspruch nimmt, ruht sie auf der durch die Abstammungslehre gegebenen Annahme, daß während der Versuchsdauer (nämlich während der Dauer des von der Natur selbst durch Millionen von Jahren fortgeführten Versuchs) immer neue Anlagen ins Spiel geworfen werden. In den Kulturen weniger Jahre dagegen, die H. im Auge hat, hatte man es mit konstanten Anlagen zu tun. Entsprechend unterscheiden sich die Ergebnisse von Theorie und Experiment. Soweit bei der Verschiedenheit der Zeitmaße eine Übereinstimmung erwartet werden darf, genau soweit ist sie da. Außerdem ist es so gut wie sicher, daß wir (z. B.) in der heutigen Pfauentaube, die normal etwa zwanzig Schwanzfedern mehr hat als andere Tauben, ein Kumulationsprodukt zu erblicken haben. Auch wird die heutige große Fruchtbarkeit vieler Kulturrassen nicht mit einem Male entstanden sein, u. a. m. Heterogene Eigenschaften sind bekanntlich von Gärtnern und Tierzüchtern sehr häufig zusammengebracht worden, mit besonderem Erfolg von L. Burbank. Daß die dabei benutzten Rassen

---

<sup>1)</sup> Daß ein Mutieren nicht nur in der Richtung auf Nützliches erfolgt, sieht man an vielen Beispielen, am deutlichsten an Kulturformen, wie schon Darwin hervorgehoben hat; z. B. an den zahlreichen samenlosen Obstsorten. Zwar gereicht diesen und anderen Monstrositäten ihre Eigentümlichkeit zum Nutzen, unter den absonderlichen Bedingungen ihres Daseins. Aber die Pflanzen konnten das nicht wissen, als sie sich zum Mutieren anschickten.

oder Arten nicht unter den Augen des Züchters entstanden waren, ist nebensächlich, da sie, als verschiedene Rassen oder Arten, ganz gewiß nicht von Ewigkeit her existiert haben können. Es ist nicht einmal ersichtlich, worin denn die sogar „nach allen Richtungen“ hin vorhandene Unmöglichkeit bestehen soll, die Ergebnisse der Mendelforderung mit der Selektionstheorie in Einklang zu bringen. Aber „hier liegt ein logisches Verhältnis vor, über welches sich die unentwegten Darwinianer vor allen Dingen recht klar werden sollten“ (in Sperrdruck).

12. Wer die Meinung vertritt, daß man von den Ursachen des Mutierens nichts weiß, kann selbstverständlich nicht zugleich die Ansicht haben, daß man das Eintreten einer willkürlich vorgeschriebenen Änderung der erblichen Anlagen erzwingen kann. H. aber schreibt Darwin auch diesen Widersinn zu; er unternimmt es, „das Inkorrekte in Darwins oberflächlicher Ausdrucksweise“ (!) „durch wissenschaftliche (?) Prüfung“ wie folgt aufzudecken:

„Man braucht dem Züchter nur ein aus reinen Linien stammendes Rappenpaar zu geben und ihm die Aufgabe zu stellen, von seiner Kunst, eine Schimmelrasse aus ihm hervorzubringen, eine beweiskräftige Probe abzulegen. Dann freilich wird er sich nicht ohne Beschämung (!) zu dem Eingeständnis bequemen müssen . . . (usw.)“ (S. 621).

Ganz so hatte seiner Zeit ein Jesuitenpater von Hammerstein in einem Buche, das da heißt „Edgar, oder vom Atheismus zur vollen Wahrheit“, die Forderung gestellt, man solle doch einige Affen aus dem zoologischen Garten von Berlin zu Menschen entwickeln.

Daß Einwände erhoben werden, die für die Betroffenen wenig schmeichelhaft sind, läßt sich nicht vermeiden, und verdient also an sich keinen Tadel. Bauplätze, von denen nicht erst Schutt weggeräumt zu werden braucht, sind nicht so häufig, und überzarte Mittel verfehlen gewöhnlich ihren Zweck. Auch die Kritik einer ganzen Persönlichkeit kann völlig sachgemäß sein, ganz abgesehen vom historischen Interesse. War Darwin unklar, oberflächlich und überhaupt unwissenschaftlich, wie H. es behauptet, so darf das nicht nur gesagt werden, sondern es soll auch gesagt werden, damit fernerhin ein jeder gleich zur rechten Schmiede komme und nicht erst mit beschwerlichen Umwegen seine Zeit verliere. Aber wer solche Kritik zu üben unternimmt, muß unbedingt recht behalten. Es darf sich nicht herausstellen, daß seine Einwände gegenstandslos sind, und noch weniger, daß lediglich eine Fahrlässigkeit des Kritikers vorliegt. So aber steht

die Sache bedauerlicher Weise<sup>1)</sup>. Nicht durch wohlfeile Worte der Anerkennung, die bei Hertwig zudem noch durch diametral entgegengesetzte Äußerungen an anderen Stellen wieder aufgehoben werden, sondern durch gründliches Studium der Werke bedeutender Forscher, durch ernsthafte Vertiefung in ihre Theorien, die keinen Raum läßt für abenteuerliche Mißverständnisse, beweisen wir unsere Wertschätzung ihrer Tätigkeit. Wenn aber irgend jemand, so hat Darwin Anspruch auf ein sorgfältiges Studium seiner Schriften.

Übrigens kennt man keinen Grund, warum aus einer reinen Linie von Rappen nicht auch einmal Schimmel sollten hervorgehen können. Unter Wildpferden hat man meines Wissens weder Rappen noch Schimmel gefunden, beide sind erst in der menschlichen Kultur entstanden.

13. Einen sehr unvorteilhaften Eindruck müssen unter solchen Umständen die von H. reichlich eingestreuten Ermahnungen zu tieferem Nachdenken und Verweisungen auf die Regeln der Logik machen. Wie steht es denn um Hertwigs eigenes Nachdenken und um seine Logik?!

Zum Beispiel hätte ein wenig mehr Nachdenken H. darüber belehren müssen, daß es nicht angeht, die Selektion zugunsten einer „direkten Bewirkung“ aus dem Tempel der Wissenschaft zu verweisen, um sie dann als Spezialfall eben dieser sogenannten direkten Bewirkung hinzustellen und sie so, gewissermaßen unter deren Schürze, verschämt wieder zuzulassen (S. 614, 661, 665). Andere Anhänger der Bewirkungstheorie werden schwerlich sehr begeistert sein von dieser Begriffsverwässerung, die nur Verwirrung stiften kann.

Ferner ist Dialektik nicht Logik.

Was soll man zum Beispiel davon halten, daß A. Weismann das „offene Eingeständnis“ angedichtet wird, die Selektionstheorie sei nicht aus Beobachtungen ableitbar (S. 604)!

<sup>1)</sup> Ursprung der Arten; 6. deutsche Auflage, S. 100. „Er [der Mensch] kann weder Varietäten [d. h. Mutanten] entstehen machen, noch ihr Entstehen hindern; er kann nur die vorkommenden erhalten und häufen.“ In dem Abriß der Selektionstheorie, den D. dem „Variieren der Tiere und Pflanzen“ vorausgeschickt hat, stehen nicht weniger als drei Stellen ähnlichen Inhalts (I, S. 2, 4, 7). Und da, wo D. Erfolge in der Hervorbringung willkürlich bestimmter Eigenschaften bespricht (II, S. 200), fügt er ausdrücklich hinzu: „Aber in allen Fällen ordnen die Preisrichter nur das an, was gelegentlich [spontaneously?] produziert wird . . .“. Auch die Frage, ob man vorkommende Abänderungen durch Zuchtwahl auf das eine Geschlecht beschränken kann, hat D. aufgeworfen und im gleichen Sinne beantwortet. (Abst. der Menschen. 3. deutsche Auflage, I, S. 303–304).



Daß sich der Vorgang der Naturzüchtung niemals „durch Erfahrung feststellen“ läßt, hat W. wirklich gesagt. Der Sinn, der klar zutage liegt, den Hertwig aber nicht verstehen will, ist dieser: Die Naturzüchtung läßt sich nicht beobachten, wie etwa ein Maikäfer oder eine Sonnenfinsternis oder eine Zellteilung. Ihr Dasein läßt sich nur erschließen — wie beispielsweise auch das Dasein von Atomen oder die Existenz einer Rückseite des Mondes oder der Zustand im Inneren der Erde oder die Bedeutung der Chromosomen nur erschlossen werden kann; selbstverständlich auf Grund der vorliegenden Beobachtungstat-sachen. Feststellen, ein mehrdeutiges Wort, ist nicht dasselbe wie ableiten oder begründen, Worte, die H. ein paar Zeilen weiter dafür einfließen läßt (!!). Ist es erlaubt, die Ansicht eines Widersachers, zudem eines, der sich nicht mehr wehren kann, so ins Gegenteil zu verdrehen?

Welches die wirklichen Beziehungen der Selektionstheorie zur Erfahrung sind, und wie hoch oder niedrig sie im Lichte der inzwischen gewonnenen Erkenntnisse einzuschätzen sein mag, kann, wie schon angedeutet, im Rahmen einer Kritik nicht Gegenstand der Untersuchung sein. Indessen darf doch wohl hier auf die innere Unwahrscheinlichkeit von Hertwigs Behauptung aufmerksam gemacht werden, es handele sich bei der Selektionstheorie um einen bloßen Glaubensartikel.

Es ist bekannt, wie wenig Erfolg Lamarck mit seiner Abstammungslehre gehabt hat, und daß es den vielen Autoren, die vor Darwin ähnliche Ansichten vertraten, nicht besser erging. Durchschlagend war erst die von Darwin erbrachte Begründung. Worauf beruhte das? Doch wohl darauf, daß Darwin die Abstammungslehre auf ein sehr viel breiteres Induktionsmaterial zu stützen suchte, als andere es getan hatten, und daß er bei der Ausführung eine Reihe von Mißgriffen seiner Vorgänger vermied<sup>1)</sup>. Selbst O. Hertwig erkennt das an (S. 596—597). Und nun sollen wir es glaubhaft finden, daß eben derselbe Forscher, der im einen Falle einer bloß spekulativen Behandlung seines Stoffs so durchaus abhold war, dicht daneben so aller Selbstkritik bar gewesen ist, daß er sich eine umfangreiche Theorie aus den Fingern saugen konnte!

Daß Darwin in manchen Punkten geschwankt hat, daß er überhaupt mit den Schwierigkeiten seines Gegenstandes nicht fertig werden

---

<sup>1)</sup> Das wichtigste Dokument hierüber dürfte ein Artikel von Huxley sein, der in Darwins Briefwechsel abgedruckt ist und die Geistesverfassung der bedeutendsten Biologen um das Jahr 1859 schildert (Bd. II der deutschen Ausgabe, Kap. 5).

konnte, ist begreiflich — wer könnte es heute? Aber daß die Vögel von Schildkröten abstammen, oder die Fische von Mollusken, daß der Ursprung der Insekten bei den Eingeweidewürmern liegt, und daß das Bedürfnis Organe schafft, wie in der Philosophie zoologique zu lesen steht — dergleichen wird man bei Darwin nicht finden.

Wer zu einer zutreffenden Auffassung der Bedeutung beider Forscher gelangen will, wird auch diesen Dingen gebührende Aufmerksamkeit schenken müssen.

14. Eine feinere Methode der Dialektik zerpfückt Hypothesen, die zwar mit dem Selektionsgedanken nicht notwendig zusammenhängen, sich aber mit ihm irgendwann einmal in Personalunion befunden haben, zum Teil auch vermeintlich aus ihm abgeleitet worden sind. Das kann zwar der Selektionstheorie nur in den Augen oberflächlicher Leser Eintrag tun — aber wie viele oberflächliche Leser gibt es nicht?

Dahin gehört, außer verschiedenen Theorien von Weismann und Roux, Darwins „provisorische“ Pangesishypothese, zu der Darwin nicht wegen der Selektion, sondern wegen des lamarckistischen Faktors in seiner Theorie sich genötigt glaubte. In Wirklichkeit liegt die Sache so, daß zwar auch der Lamarckismus nicht gerade zu dieser verzweifelten Transporthypothese zwingt, daß er aber entweder sie oder eine Kette nicht besser begründeter Hilfsannahmen über den Prozeß der Vererbung nötig hat. Eine Hypothese ist aber um so schlechter, je mehr und je schlechtere Hypothesen sie nach sich zieht. Das hätte O. Hertwig (um in seinem Stile zu reden) sich recht gründlich überlegen sollen. Die Germinalselektion aber, mit deren Kritik H. offene Türen einrennt, gehört überhaupt nicht in ein für weitere Kreise bestimmtes Buch. Daß Weismanns Lehre von der fortschreitenden Zerlegung der Erbanlagen in somatischen Zellen und die zugehörige Behauptung von der allenthalben scharfen Abgrenzung der Keimbahn schweren Bedenken unterliegen, wird gegenwärtig wohl ebenfalls allgemein anerkannt. Es hätte aber auch gesagt werden müssen, daß der Grundgedanke des Neodarwinismus nicht zu diesen besonderen Ausgestaltungen nötigt, und daß der Neodarwinismus sehr wohl ohne Determinanten und Ide existieren kann. Unvollkommenheiten gibt es auch in anderen Theorien. Ich erinnere an die Quantenlehre der modernen Physik. Wenn eine Hypothese viele Tatsachen erklärt und in Zusammenhang bringt, wird ein gesunder Kern darinnen sein.

Dazu werden Licht und Schatten von Hertwig, der offensichtlich keinerlei Beruf zum Historiker hat, ganz willkürlich verteilt. Wir er-

fahren in gespreiztem Kathederdeutsch, die Stellung von Hückel und Weismann innerhalb des „Darwinismus“ sei „eine sehr verschiedenartige und in vielen wichtigen Fragen einander entgegengesetzte“. Und dann wird auf Weismann weidlich herumgetrommelt, während Hückel, gegen dessen Naturphilosophie sich doch vieles einwenden läßt, recht glimpflich wekommt.

15. Die Mehrdeutigkeit zahlloser Wörter aller Kultursprachen ist bekanntlich kein unbedingtes Hindernis für eine verständliche Ausdrucksweise. Hieran nehmen auch Wörter teil wie Werden und Entstehen, Entwicklung und Anpassung. Da auch H. diese Wörter, mit Recht, ganz unbedenklich braucht, so war es wohl nicht sachgemäß, von der Mehrdeutigkeit des Ausdrucks Kampf ums Dasein soviel des Aufhebens zu machen, zumal die Selektionstheorie ja sehr gut ohne dieses arg mißbrauchte Wort auskommen kann. Was soll man nun aber angesichts eines solchen etwas kleinlichen Kritisierens dazu sagen, daß H. selbst im weitesten Umfang mit einem wahren Begriffsungeheuer arbeitet, das nach seiner eigenen Darstellung ein Produkt oberflächlicher Schriftstellerei ist (S. 602), einem von ihm zwar nicht erfundenen, aber doch auch von ihm so genannten Begriff Darwinismus, der anscheinend alles umfassen soll, was jemals berechtigter- oder unberechtigterweise mit der Selektion in Verbindung gebracht worden ist, und den nun H. dazu benutzt, den Selektionsgedanken zu diskreditieren. Wen überliefe nicht ein kalter Schauer, wenn er vernimmt, daß es sogar einen ethischen, sozialen und politischen Darwinismus gibt<sup>1)</sup>? Was sollen Ausflüge ins Sittliche und in die Politik in einer biologischen Untersuchung? Daß gesicherte Ergebnisse der Forschung mit gehöriger Vorsicht auch auf die menschlichen Verhältnisse anzuwenden sind, ist gewiß (Eugenik), ein Rückschluß von „ethischen“ Forderungen auf das Richtig oder Falsch einer biologischen Theorie aber ist natürlich ganz unmöglich. Oder soll sich die Wissenschaft vor einem angeblichen Staatsinteresse beugen? An Stelle von O. Hertwig würde ich sehr bedenklich den Beifall finden, den sein Buch in der hochkirchlichen und konservativen Presse, namentlich auch im Blatte des

---

<sup>1)</sup> Dieses vermeintliche Schuldkonto des „Darwinismus“ hat H. noch in einem besonderen Buche behandelt. Vergl. die Rezension von E. Becher, Naturwissenschaften, 6. Jahrg., 1918, S. 413.

Becher hat Hertwigs Kritik der Selektionstheorie ganz auf sich beruhen lassen, und doch hat er noch genug auszustellen gefunden.



Keplerbundes gefunden hat, wo immer noch der Geist jenes von Huxley geschilderten Bischofs Wilberforce umgeht.

Auch den (überall?) „erbitterten“ Kampf ums Dasein in einen salbungsvollen Gegensatz zur „christlichen Liebe“ zu bringen (S. 599), sowie Weltanschauungsfragen überhaupt, hätte H. einer gewissen Art von Kanzelrednern und ähnlichen metaphysischen Schöngeistern überlassen sollen. Diese können auf mildernde Umstände plaidieren, wenn sie nicht wissen, was das englische *struggle for life*, *struggle for existence* eigentlich heißt — aber H. hätte das wissen sollen. Daß vom Handelsgeist der Engländer die Rede ist und daß gelegentlich Darwin als Utilitarier hingestellt wird (S. 650), macht ebenfalls keinen guten Eindruck, und sicher gehört beides nicht zur Sache. Sonderbar berührt es auch, beiläufig bemerkt, daß H. sich gegen den Vorwurf verteidigt, das Erscheinen seines Buches sei durch nationalen Haß veranlaßt worden (S. XII). Ganz gewiß wird nicht ein einziger von Hertwigs Gegnern einer so lächerlichen Insinuation fähig sein.

16. Ebenso schwach wie in der Kritik ist H. in der Begründung seiner eigenen phylogenetischen Lehrmeinung. Wegen des von ihm empfohlenen Mechanolamarckismus (eben der Bewirkungshypothese für alle stammesgeschichtlichen Änderungen) hätte sich H. sorgfältig mit den Einwürfen Weismanns auseinandersetzen müssen. Aber die Beispiele, die W. der lamareckistischen Teilhypothese eines durchweg somatogenen Ursprungs der Anpassungen entgegengestellt hatte, werden von H. größtenteils mit Stillschweigen übergangen. Nur das Argument der passiven Organe hat er zu würdigen versucht (S. 575):

„Unter der Chitinhaut [der Arthropoden] breitet sich die zu ihr gehörige Hypodermis aus, die gegen Reize der Außenwelt nicht minder empfindlich ist, als die menschliche Oberhaut, trotzdem sie . . . von einer Schicht verhornter Epidermiszellen zum Schutz überzogen wird.“ Die Existenz oder doch die Bedeutung dieser Hypodermis soll Weismann ganz übersehen haben (S. 575, 577 unten). Indessen wird W. wohl nur die angebliche Durchlässigkeit der Chitindecke für allerlei Reize „übersehen“ haben, die eben, wenn ich recht unterrichtet bin, keine anerkannte Tatsache ist, sondern nur eine private Ansicht von O. Hertwig, für die er nicht einmal einen Grund angibt. Dagegen hat H. selbst den nicht ganz unbekannten Umstand übersehen, daß Insekten Flügel zu haben pflegen. Zum Beispiel sind die Schuppen auf Schmetterlingsflügeln, die in Gestalt von Farbenmustern Anpassungen tragen können, ganz gewiß passive Organe im Sinne von Weismann,

während es nach H. solche Organe gar nicht geben soll; man findet da keinerlei reizleitende Hypodermis. Auch der Durchgang durch einen Puppenzustand und die vielen besonderen Anpassungen der Puppen von Insekten mit vollständiger Verwandlung, die Bildung der Flügel, Gliedmaßen, Gelenke usw. schon während der Puppenruhe, alles das und vieles andere kann unmöglich eine vererbte Gebrauchswirkung und ebensowenig Wirkung von Reizen aus der Umwelt sein. Behaupten könnte man so etwas ja, aber dann wären es leere Worte, bei denen sich nichts denken läßt.

17. Einen Scheinsieg über Weismann erringt H. jedoch dadurch, daß er, unbekümmert um Weismanns Widerspruch, den Kunstausdruck „Erworbene Eigenschaften“ im Sinne von neuen, neu hinzugekommenen Eigenschaften braucht (während W. damit ausschließlich Eigenschaften oder vielmehr Anlagen somatogenen Ursprungs bezeichnet hatte). Dann allerdings ist die Vererbung „erworbener“ Eigenschaften eine unanfechtbare Tatsache — wie H. in Sperrdruck hervorhebt, als ob es von W. oder überhaupt heute von irgend jemandem bezweifelt würde (S. 493). So ist es auch H. „in vieler Hinsicht (!) immer ein Rätsel geblieben, wie seit 30 Jahren die Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften zu einer Art Schlagwort und zum Gegenstand stets erneuter Debatten werden konnte“. (Ebenda. Jeden Ausdruck, der H. nicht gefällt, nennt er ein Schlagwort.)

Dieses Rätsels Lösung ist doch sehr einfach. Es handelte sich eben nicht um eine „Vermengung und Verwirrung“ und „Verquickung“ verschiedener Probleme — die ist durchaus auf der Seite von O. Hertwig — sondern um die ganz präzise Frage nach der Erblichkeit von Eigenschaften somatogenen Ursprungs bei Metazoen. Da eine wenn auch nur bedingt-bejahende Antwort hierauf eine Lebensfrage für den von H. vertretenen Lamarckismus ist, so dürfte man eine vielseitige und gründliche Erörterung darüber erwarten, um so mehr, als nichts derart in den Bereich der gewöhnlichen Erfahrung fällt.

18. Indessen bringt H. zur Begründung seiner These nur zwei ärmliche Beispiele bei, die embryonalen Schwielenbildungen des afrikanischen Warzenschweins<sup>1)</sup> (nach Leche), und die sehr viel schwächeren Schwielen bei *Homo insipiens*, beide Beispiele entlehnt aus dem Buche

<sup>1)</sup> In der antidarwinistischen Literatur heißt die Mimikry das Paradeppferd oder Paradestück des Darwinismus (H., S. 480). Hiernach dürfte man wohl auch von einem Paradeschwein des Lamarckismus reden — aber ferne sei von mir solche Bosheit!

von Semon, das noch mehr derart enthält. Der zweite Fall beweist kaum irgend etwas<sup>1)</sup>, und der erste läßt ohne weiteres eine selektionistische Deutung zu. Gesetzt nun, diese Beispiele wären einwandfrei, was sie ganz und gar nicht sind — was könnten sie wohl beweisen für den Ursprung aller der zahllosen und wundervollen Anpassungen von Tieren und Pflanzen, besonders aber der Instinkte wenig intelligenter Tiere? Eine naturwissenschaftliche Theorie ist doch kein Glaube, der auf der inneren Überzeugung beruht und auch unabhängig von der Erfahrung bestehen kann! (Hertwig, S. 604.) Aber kein Wort findet sich in diesem ganzen dicken und mit unzähligen Wiederholungen belasteten Buche (eines Zoologen!) über die nun schon so vielfach und mit bestem Erfolg experimentell behandelte Tierpsychologie. Weiß H. von diesen Untersuchungen wirklich nichts, oder hat er sich nur nicht klar gemacht, daß jede Theorie zur Abstammungslehre auch von dem Dasein der Instinkte Rechenschaft geben muß? Hertwigs Schweigen über diese Dinge ist um so befremdlicher, als Darwin den Instinkten eine ausführliche Darstellung gewidmet hat. (Seine Schilderung der Geisteskräfte der Tiere gehört auch heute noch zu dem Belehrendsten, was man finden kann.) Gleich anderen Lamarckisten zitiert H. mit Vorliebe E. v. Baer. Auch bei diesem muß er gelesen haben, daß Instinkte nicht vererbte Gewohnheiten sein können — namentlich nicht bei niederen Tieren. Vererbte Gewohnheiten müssen sie aber sein, wenn der Mechanolamarckismus recht hat. Hertwig macht sich seine Aufgabe wahrlich sehr leicht.

19. Übrigens ist die Tierpsychologie längst nicht das Einzige, was man in diesem Buche vermißt. Tier- und Pflanzengeographie werden auf ganzen fünf Seiten abgehandelt. Das paläobiologische Interesse H.s scheint nicht über das hinausgegangen zu sein, was man in jedem Lehrbuch findet, und die zum „Werden“ der Organismen erforderlichen Zeiträume lassen ihn kalt. Unglücklicherweise ist das nun gerade ein Punkt, auf den alles ankommt. Da der Selektionswert der weitaus meisten erblichen Änderungen wahrscheinlich sehr gering ist,

---

<sup>1)</sup> Hier darf wohl nicht unerwähnt bleiben, daß der Fall der menschlichen Embryonalschwielen zu denen gehört, die auch Darwin nach der Bewirkungstheorie erklären wollte. Abst. d. Menschen, I, S. 42.

Eine Untersuchung der Entwicklung von *Ornithorrhynchus* dürfte auch in diesem Zusammenhang Interesse bieten. Hat das Tier auf der Oberseite seiner Finger — auf der es zu gehen scheint — wirklich keine Haare, oder sind sie nur weggescheuert? (Vergl. Brehms Tierleben, 3. Ausgabe, I (1912), S. 73–75.)



so ist es eine Kardinalfrage, ja beinahe die Kardinalfrage, ob die von der Geologie zur Verfügung gestellten Zeiträume ausreichen, um mit Hilfe der Selektion die tatsächlich beobachteten Anpassungen zustande zu bringen. Auch die fremdartige Welt, die die Tiefen des Ozeans bevölkert, diese Wunderwelt, die dem Phylogenetiker so viel zu denken gibt, hat keinen Widerschein ihres magischen Lichts in diesem Buche erweckt.

20. Am merkwürdigsten ist jedoch wohl der Umstand, daß H. kein Wort für die vielbesprochenen und ihm selbstverständlich wohl-bekannten Versuche übrig hat, die sonst überall als Hauptstützen seiner eigenen Lehrmeinung, des Lamarckismus, angeführt werden. Neben dem Fehlen des Namens von P. Kammerer fällt auf, daß H. mit dem streitbaren Johannsen beinahe ein Herz und eine Seele ist (was schwerlich auf Gegenseitigkeit beruhen dürfte). Hierüber hatte ich mir ein Weilchen vergeblich den Kopf zerbrochen, bis ich beider Rätsel Lösung in einem unscheinbaren Zitat fand (S. 521):

Johannsen, W. Elemente der exakten Erblichkeitslehre, 1. Aufl., Jena 1909.

In der 1913 erschienenen zweiten Auflage von Johannsens Buch findet sich nämlich eine recht abfällige Kritik der genannten Experimentaluntersuchungen, oder vielmehr ihrer theoretischen Deutung, und des Lamarckismus überhaupt. Es war ein ebenso sinnreicher als ungewöhnlicher Gedanke, diese zweite Auflage auf dem Umwege über die erste zu zitieren! Übrigens erfahren die Leser unseres Buches auch davon nichts, daß H. de Vries, dessen Untersuchungen vielfach angeführt werden, tatsächlich ganz andere Ansichten vertritt als H.

21. Daß auch die verwickeltsten lebenswichtigen Strukturen unter dem unmittelbaren Einfluß von Reizen der Außenwelt entstehen konnten, ist für Hertwig, wie ja auch für viele andere, nicht zweifelhaft (S. 636). Man vermißt aber bei solchem Anlaß, unter anderem, eine Erörterung darüber, wie es sich mit der Bewirkungstheorie vereinen läßt, daß z. B. Zähne durch Gebrauch nur abgenutzt und Augen nicht besser werden, und wie es denn kam, daß das durch den Lichtreiz hervorgerufene Auge der Wirbeltiere auch noch den Sehpurpur liefern konnte, der vom Licht zersetzt wird, also höchstens auf gewaltigen Umwegen durch das Licht hervorgebracht worden sein kann. Es ist doch im Grunde eine recht naive Vorstellung, diese Annahme einer lokalisierten und in ihrem Ergebnis so erstaunlichen Reizwirkung des Lichtes, die sich ohne weiteres über Generationen hinweg erstreckt. Und auf die naheliegende Frage, welcher Reiz denn dann die verwickelten, zum Teil

sogar mit Reflektoren ausgestatteten Leuchtorgane mancher Seetiere (Fische, Krebse, Cephalopoden) verursacht haben soll, erhalten wir gar keine Antwort.

An diesen Beispielen sieht man besonders deutlich, daß der Mechano-lamareckismus gar nicht als selbständige Theorie bestehen kann, sondern, zu Ende gedacht, in Psycholamareckismus auslaufen muß. Gleich seinem Vorgänger Nägeli ist O. Hertwig Vitalist ohne Wissen und wider Willen (vergl. Nr. 9). Es ist im einzelnen nicht zu verstehen, aber doch nicht gerade verwunderlich, daß ein homogener Reiz, der eine verwickelte Struktur (von immer ungenügend bekannter Beschaffenheit) trifft, eine verwickelte Struktur hervorruft. Ein geläufiges Beispiel dafür sind die Gallenbildungen. Daß aber der äonenlang wiederholte Reiz, ohne Zwischentreten einer Selektion, durch Kumulation immer neu hinzutretender Strukturen, gerade ein lebenswichtiges Organ hervorrufen soll wie das menschliche Auge (und nicht etwa irgend einen nutzlosen Auswuchs oder gar Schädliches), das ist nicht nur erstaunlich, sondern völlig unbegreiflich. Man wird da zu der Annahme gedrängt, daß das Substrat von vornherein auf eine lebensfördernde Reaktion eingerichtet gewesen sein muß, daß es zweckmäßig, und zwar nicht nur in bildlichem Sinne zweckmäßig, zu reagieren vermochte. Damit ist die Unbegreiflichkeit des Vorgangs zwar nicht beseitigt, aber glücklich an eine andere Stelle abgeschoben: Dorthin, wo sie durch die Schwierigkeiten umnebelnde vitalistische Brille überhaupt nicht mehr zu sehen ist. Denn nunmehr stehen in reicher Fülle Worte zur Verfügung, bei denen man sich ja nach bekanntem Rezept beruhigen darf: *Causae finales* und die nach Pauly davon grundverschiedenen *Conditiones finales*, Zielstrebigkeit, Bildungstrieb, Progressionsprinzip, Entelechie, kosmische Intelligenz, Zellenseelen, *élan vital*, oder wie der benötigte *deus ex machina* sonst genannt werden mag. Wir stecken mitten im Vitalismus, und zwar zufolge der Ablehnung der Selektionstheorie. Das von Hertwig in diesem Falle angewendete Denkverfahren aber nennt man Vogel-Strauß-Politik. „Verwickelte, uns gänzlich unbekannte Naturgesetzmäßigkeiten“ müssen herhalten: Sie sind nur ein anderes Wort für das, was man sonst ohne Umschweife *causae finales* nennt. Möchten sich doch „unentwegte Lamareckisten (gleich O. Hertwig) das recht gründlich klar machen“!

Von besonderem Interesse wäre es auch gewesen, wenn wir endlich einmal erfahren hätten, durch was für geheimnisvolle Reize nach

der Bewirkungstheorie das Gift der Schlangen und Spinnen, der Inhalt der Nesselkapseln von Coelenteraten und der Brennhaare von Brennesseln, die Sepia der Cephalopoden, der Inhalt der Stinkdrüse des Stinktiers und andere Drüsensekrete ihre jetzige oft lebenswichtige Beschaffenheit erlangt haben. Sollen auch diese Drüsen samt ihrem Inhalt nach Analogie der Zähne und des Auges entstanden sein? Was in aller Welt soll man sich dabei denken können? Diesmal wenigstens muß es also anders hergegangen sein!

Die Stinkdrüse dient zur Abschreckung feindlicher Tiere<sup>1)</sup>. Das bloße Dasein dieser Tiere, die Tatsache der Verfolgung, muß die Ursache eines langen Entwicklungsprozesses geworden sein, dessen Ergebnis eben die heutige Gebrauchsfähigkeit der Stinkdrüse war. Jede Verbesserung ihrer Muskulatur und ihres Inhalts war nützlich, jede Verschlechterung schädlich in dem zuvor erklärten Sinne. Eine schon vorhandene Drüse, deren Gebrauch wohl mit der Geschlechtsfunktion zusammenhing, mag den Ausgangspunkt gebildet haben. Der Kausalnexus, der, nach lamareckistischer Vorstellung, den Entwicklungsprozeß verursacht hat, muß zweifellos über das Zentralnervensystem der Vorfahren des Stinktiers gelaufen sein. Die Feinde mußten ja bemerkt werden. Da haben wir also wieder eine psycholamarckistische Vorstellung: Das Bedürfnis (*bésoin*) ruft das zur Befriedigung geeignete Organ hervor. Reine Mystik!

Das stärkste Argument des Lamarckismus scheint zu sein, daß die Selektionstheorie, bis jetzt wenigstens, mit der Verkümmernng nicht mehr funktionierender Organe nicht hat fertig werden können. Dieses Argument verliert aber an Gewicht, wenn man bemerkt, daß auch Organe, die sicher funktioniert haben müssen, dennoch schwinden konnten, und daß gerade der Lamarckismus in diesen Fällen versagt. (Zahnverlust der Vögel und von Pteranodon.) Und wie konnte, nach lamareckistischer Vorstellung, eine sehr bedeutende Körpergröße (Dinosaurier), oder die Tätigkeit des Fliegens (Flugechsen, Vögel), die Entstehung pneumatischer Knochen als Gebrauchswirkung hervorrufen?

Solche Einwürfe gegen den Mechanolamarckismus lassen sich unzählige finden<sup>2)</sup>. Aber keiner seiner Vertreter scheint sich je den Kopf

---

<sup>1)</sup> „Frech kreuzt das Stinktier die Pfade des königlichen Jaguars“ (Vorlesungsheft von E. Dubois-Reymond).

<sup>2)</sup> Schon Darwin hat darauf hingewiesen, daß die Schwimnfähigkeit gewisser Früchte, Stacheln und Widerhaken von Früchten, geflügelte Samen, Nußschalen und



darüber zerbrochen zu haben, wohin die Reise eigentlich geht. Gewiß kann man auch vom Lamarekismus nicht verlangen, daß er uns haarklein erzählt, wie dieses oder jenes Organ zustande kam. Aber daß er uns begreiflich macht, daß die in Anspruch genommenen Reize gerade lebenswichtige Strukturen hervorrufen mußten, daß er uns das zu zeigen verpflichtet ist, wird sich nicht leugnen lassen, denn das gerade behauptet er ja. Aber an der entscheidenden Stelle erscheinen „völlig unbekannte Naturgesetzmäßigkeiten“ und „irgendwie beschaffene Beeinflussungen der Keimzellen“ (H., S. 571, 572). Irgendwie beschaffene Einflüsse werden irgendwie beschaffene Wirkungen haben. Dieses Irgendwie bedeutet den Bankerott.

22. Nicht übergangen hat H. die Erscheinungen der Mimikry — hierin abweichend von seiner sonstigen Gewohnheit und der so manches anderen lamarekistischen Schriftstellers. H. hat sogar eine eigene Theorie. Durch diese Theorie lassen sich angeblich „alle Fälle von sympathischer Färbung oder von Mimikry nach einem gemeinsamen Prinzip erklären.“ Eine Scheinerklärung (vergl. Nr. 3), die von zum Teil unrichtigen Voraussetzungen ausgeht, und dadurch ermöglicht wird, daß H. sich um die tiergeographischen und statistischen Tatsachen und (wie schon gesagt) um die Herkunft der Instinkte nicht kümmert. So merkt er gar nicht, daß er den unwahrscheinlichsten Zufall (!) für die Entstehung der Mimikry-Erscheinungen verantwortlich macht<sup>1)</sup>. Da es sich nicht lohnt, diese Mimikrytheorie zu zergliedern, so begnüge ich mich mit einer Probe:

„Wenn sich eine rotbraun gefärbte Callima (lies hier und auch sonst Kallima!) . . . auf einen Zweig mit sehr großen, runden oder mit schmalen Blättern von hellgrüner Farbe festsetzt, so bietet sie uns kein Beispiel von Mimikry; wohl aber dann, wenn sie sich zum Ruhesitz den Zweig eines Strauches mit Blättern aufsucht, die ähnlich wie ihre Flügel geformt (ergänze: und gefärbt) sind“ (S. 488). Si tacuisses!

Übrigens sage ich H. auf den Kopf zu, daß er von der Originalliteratur der Mimikry so gut wie keinen Gebrauch gemacht hat, und von den wundervollen Sammlungen, die er in Berlin zur Verfügung hatte, gar keinen. Seine Informationen

ähnliches nicht nach der Bewirkungstheorie erklärt werden können. Auch Weismanns Argument, betreffend die Neutra der staatenbildenden Insekten, kommt bei Darwin vor.

<sup>1)</sup> Vergl. Naturwissenschaften, 7. Jahrg., 1919, S. 376.

hat er fast alle aus Weismanns für Studierende und für das breitere Publikum bestimmten Vorlesungen. Diese nun waren zwar geschickt geschrieben, wie alles was Weismann angriff, ließen aber an Vorsicht und Gründlichkeit ziemlich Vieles zu wünschen übrig, besonders auch in den zum Teil mißlungenen Figuren, und heute sind sie veraltet, was beides ein sachverständiger Beurteiler gemerkt haben würde. Es geht nicht an, in solchem Falle aus abgeleiteten Quellen zu schöpfen und gleichwohl mit der Miene des Sachkenners den Problemen gegenüberzutreten.

Interessant ist das Urteil eines anderen Anatomen, das wohl ohne Indiskretion hier mitgeteilt werden darf: In Hertwigs Buch möge wohl so manches nicht in Ordnung sein, aber die Mimikry, mit der hätte er recht!

23. Auch sonst scheint H. von den Aufgaben des Erklärens in den Naturwissenschaften recht befremdliche Vorstellungen zu haben. Man sieht das an dem, was er über den Ernährungspolymorphismus der staatenbildenden Insekten sagt. Dieser soll nämlich (wie es heißt, nach Emery) durch eine besondere Reaktionsfähigkeit ihres Keimplasmas „zu erklären“ sein (S. 640). Ganz so hatte Onkel Bräsig die große Armut aus der großen Powerteh erklärt.

24. Hertwigs überall bemerkbarer Dogmatismus tritt noch in einigen Einzelheiten besonders grell hervor. Nach Darwin hat man zu unterscheiden zwischen der Frage nach dem Ursprung der Mutationen und der minder unzugänglichen Frage nach den Bedingungen der Erhaltung und Summierung der einmal entstandenen Neubildungen. Nur im ersten Falle aber handelt es sich, nach H., um ein „eigentlich wissenschaftliches“ Problem! (S. 623). Mir kommt das so vor, wie wenn ein Astronom nur das Rätsel der Gravitation, nicht aber auch die Bewegungen der Himmelskörper als ein würdiges Forschungsobjekt anerkennen wollte.

Unter den Argumenten gegen die Selektionstheorie findet sich bei H. sogar der Umstand, daß Anatomie, Physiologie usw. ohne Rücksicht auf den Darwinismus betrieben werden können (S. 658), ja das ist in seinen Augen „ein Beweis“ dafür, daß die Selektion „kein Naturgesetz von allgemeiner Bedeutung“ sein kann. Was für Begriffe hat H. wohl von einem Beweis? Jedenfalls ist auch hier Mangel an Verständnis für nicht selbstgepflegte Forschungsgebiete festzustellen. (H. S. 522, wo gerade dieser Vorwurf gegen andere erhoben wird.)

25. Zum Schluß soll noch eine Einzelheit angeführt werden, nicht weil sie eine Erwiderung verdiente, sondern weil sie an einem merkwürdigen Beispiel zeigt, wohin blinder Eifer führen kann:

Nach H. lassen die bösen Darwinisten jede Art, Gattung usf. von einem einzigen Paar abstammen, wie in der Mosaischen Schöpfungsgeschichte! Daher rühren Ausdrücke wie Stammvater, Blutsverwandtschaft usw. Was H. wohl dazu sagen wird, daß ich von dem Stinktief gesprochen habe, da es doch so viele Stinktiefen gibt?

Humorlos wie er ist, setzt H. seine Entdeckung mit feierlichem Ernste auf nicht weniger als acht Seiten (640—648) auseinander, zusammen mit beinahe beleidigend-platten Erläuterungen über die sogenannte Wissenschaft der Genealogie, und er erblickt darin, natürlich mit Recht, einen Haupteinwand gegen das, was er unter Darwinismus versteht. Und nun denke man, daß so mancher Rezensent selbst diesen Brocken hinuntergeschluckt hat, ohne (soweit ersichtlich) auch nur die geringsten Beschwerden davon zu bekommen!

Gewiß ist von alledem Verschiedenes auf Hertwigs eigene Rechnung zu setzen. Aber der Geist, in dem in seinem Buche Kritik geübt wird, ist derselbe wie so ziemlich in der ganzen antidarwinistischen Literatur, aus der H. ja vielfach geschöpft hat. So ziemlich überall finden wir da dieselbe Unwilligkeit oder vielleicht auch wirkliche Unfähigkeit zur Unterscheidung von Personen und Sache, von Hauptsache und Nebendingen, das gleiche Vorurteil, das Widersprüche wittert, wo keine sind, und die gleiche Bereitschaft zu den unglaublichsten Mißverständnissen, schließlich auch dieselbe Unkenntnis wesentlicher Dinge, wie Tierpsychologie und Mimikry. Nicht Logik und nicht erkenntnistheoretische Einsicht, in deren Namen doch Kritik geübt wird, sprechen aus diesen Schriften zu uns, und ebensowenig finden wir da Genauigkeit in der Wiedergabe der bekämpften Ansichten, von dem gemühtiefen halbtheologischen Wigand bis zu dem großartig von obenher absprechenden Pseudomechanisten Oskar Hertwig. Was die vermeintliche Unwissenschaftlichkeit Darwins und seiner Selektionstheorie dartun soll, ist selbst so unwissenschaftlich wie nur möglich, und zwar durchweg, und dabei noch oft in einer dünnkelhaften Sprache vorgetragen<sup>1)</sup>. Aus einer Vermählung metaphysischen Dranges mit dem Geiste des Widerspruchs ist diese Kritik geboren und so ist es nicht zu verwundern, daß

<sup>1)</sup> Vergl. Naturwissenschaften, 7. Jahrgang, 1919, S. 409, Anmerkung 3.



sie sich immer im selben Kreise herumbewegt. Wie sehr alle diese Kritiker im Irrtum sind, geht ja eigentlich schon daraus hervor, daß in einer so schnell fortschreitenden Wissenschaft wie der Biologie Darwins Lehre noch nach einem halben Jahrhundert einen so fanatischen Widerspruch zu entfesseln vermag: Wäre sie das, wofür ihre Gegner sie ausgeben, so wäre sie längst in den Orkus der Vergessenheit hinabgesunken, oder sie würde doch mit Ruhe und Objektivität beurteilt werden.

Nicht besser steht es um die Begründung der aus dem Schutt wieder ausgegrabenen Lehre Lamarecks und verwandter Ansichten, mögen sie nun von Philosophen und regelrecht entfalteteten Vitalisten vorgetragen werden oder von Forschern, die als sogenannte Mechano-lamareckisten sich noch in einem Puppen- und Dämmerzustande befinden. Soweit meine Kenntnis reicht, hat keiner von ihnen den Versuch gemacht, der Vielseitigkeit des Abstammungsproblems gerecht zu werden, und kaum einer scheint sich seiner Einseitigkeit bewußt zu sein. Da es aber zum Wesen der Hypothesen gehört, daß nur ihre Folgerungen geprüft werden können, so ist es unerläßlich, so viele Folgerungen als möglich zu ziehen, und ihnen die der Beobachtung zugängliche Wirklichkeit gegenüber zu stellen. Unerläßlich eben darum, weil es, z. B. bei Vererbungsproblemen, so viele Möglichkeiten falscher Deutung des Erfahrungsinhaltes gibt. Und unerläßlich ist es auch, sich um die statistischen Tatsachen zu kümmern, die Tatsachen sind so gut wie andere, und zu wissen, wozu man den Begriff des Wahrscheinlichkeitsmaßes braucht.

Gewiß haben manche der lamareckistischen Schriftsteller als geschickte Experimentatoren und durch sonstige Beobachtungen, einzelne wie Korschinsky und der hochverdiente Nägeli, auch theoretisch die Wissenschaft gefördert. Damit ist aber nicht gesagt, daß man solche Schriftsteller in jeder Hinsicht ernst nehmen müßte, und am wenigsten verdienen sie es in ihrer Eigenschaft als Naturphilosophen. Denn was gibt es da nicht alles: Die alte Lebenskraft bekommt ein neues Mäntelchen, bestickt mit Dutzenden von Kunstausdrücken, und wird von den Urhebern der Verkleidung selbst nicht wiedererkannt; oder als einzige Quelle des Guten wird das Experiment gepriesen und dabei vergessen, daß es eine Astronomie und eine Paläontologie gibt; oder es wird, von anderen natürlich, die Bewirkungstheorie kurzweg mit einem paläontologischen Simul ergo propter begründet, das jenes oft getadelte Post hoc ergo propter hoc noch in Schatten stellt; oder es wird die Entstehung der Fangeinrichtung von *Dionaea muscipula* auf das „Krabbeln“ von

Insekten zurückgeführt; oder es werden, namentlich in der Vererbungslehre, unbequeme Tatsachen ebenso ignoriert wie (fast durchweg) Einwände theoretischer Natur. In einem Punkt aber haben gerade die ärgsten Heißsporne unter Darwins Verkleinerern recht: Von ihrer Art, nämlich von ihrem zuweilen geradezu verblüffenden Mangel an Umsicht, war gänzlich verschieden die Weise des großen Forschers, der die Schwierigkeiten seiner Probleme, ihre zahllosen Irrtumsmöglichkeiten, sich immer gegenwärtig hielt, der frei von jedem Dogmatismus in einem inhaltsreichen Leben alles aufsuchte und zu finden wußte, was zu seiner Zeit die Erkenntnis der Wahrheit fördern konnte, der nie müde wurde, sich selbst alle nur erdenklichen Einwendungen zu machen, der seinen Stoff von allen Seiten zu beleuchten trachtete, und auch das zur vollen Wirkung kommen ließ, was seiner eigenen Theorie entgegenzustehen schien<sup>1)</sup>. Für eine so überragende Persönlichkeit fehlt diesen Geistern jeder Maßstab.

Mag sich nun der Vitalismus oder meinetwegen auch der sogenannte Lamareckismus besser begründen und entwickeln lassen (was zu glauben mir schwer fällt) oder nicht; mögen O. Hertwigs Gesinnungsgenossen versuchen, ihren Vorkämpfer aus dem Sumpf zu ziehen oder mögen sie ihn stecken lassen: Wenn nur diese erbitternde Art des Kritisierens endlich einmal aufhören oder wenigstens seitens der zunächst Berufenen die gebührende Abfertigung finden wollte! Aber wie lange wird das wohl noch weitergehen, wie oft noch werden unter dem Beifall der öffentlich geübten Kritik die sinnlosen Einwände und Entstellungen, über die schon Darwin und Huxley Klage geführt haben, einem für dergleichen stets aufnahmefähigen Publikum als neueste Ergebnisse ernster Wissenschaft aufgetischt werden?

Da das Übel schon so tief eingewurzelt ist, so darf ich mir kaum einbilden, zu seiner Beseitigung Sonderliches beigetragen zu haben. Auch gebe ich mich gar keiner Täuschung hin über das, was geschehen wird, falls etwa gewisse Schriftsteller meine Arbeit einer Beachtung würdigen sollten. Andere werden vielleicht finden, es sei da „schlechtes Ding gemacht zu gut“. Jedenfalls würde ich mich für meine Mühe entschädigt halten, wenn unter den jüngeren Biologen, die bisher mit den Wölfen gehault haben, einige zu der Einsicht kommen wollten, daß sie sich einen Wechselbalg hatten unterschieben lassen. Schwerlich würde die Wissenschaft Schaden leiden, wenn einige dieser Jüngeren

---

<sup>1)</sup> Vergl. Darwins Briefwechsel, III, S. 67 (Brief an E. Haeckel).

den gewaltigen Entschluß fassen wollten, einen Teil ihrer kostbaren Zeit auf ein gründliches Studium von Darwins Schriften zu verwenden, daneben die eigenen Augen zu gebrauchen und selbst über die Tatsachen nachzudenken, anstatt sich von sogenannten Autoritäten fertige und schon zum Überdruß oft wiederholte, aber durchaus nicht gewissenhaft gebildete Meinungen einreden zu lassen und sie immer wieder von neuem nachzubeten.

Ich schließe mit dem Worte eines verdienten Paläontologen:

So wie Darwin mit dem Einsatze der ganzen Lebenskraft haben nur wenige der größten Menschen an der Befreiung des menschlichen Geistes gearbeitet.



# Die Chromosomen von *Oenothera Lamarckiana*, mut. *Simplex*.

Von K. Boedijn.

(Mit einer Tafel.)

(Eingegangen am 15. Dezember 1919.)

Von *Oenothera Lamarckiana* mut. *simplex* erhielt Professor de Vries<sup>1)</sup> eine Reihe weiterer Mutationen und diese habe ich jetzt, soweit wie möglich, auf die Chromosomenzahl geprüft. Als Material dienten junge Wurzelspitzen, welche mit Flemmings Chromosmiumessigsäure fixiert worden waren. Gefärbt wurde mit Hämatoxylin nach Heidenhain. Die Objekte wurden zu verschiedenen Tageszeiten fixiert und es ergab sich dabei deutlich, daß die meisten Kernteilungen während der Nacht verlaufen. Im Hochsommer wurden dann sämtliche von mir untersuchte Individuen noch einmal studiert, mit der Mutterart verglichen und beschrieben.

## 1. *Oenothera simplex*.

Rosettenblätter wie bei *O. Lamarckiana*, doch mit weniger Buckeln. Die ganze Pflanze war grün, und zeigte nicht die rote Farbe, welche bekanntlich *O. Lamarckiana*, und in höherem Grade *O. blandina* charakterisiert. Seitenzweige waren spärlich oder nicht vorhanden. Die Blumenknospen sind dick und gebogen und erinnern an diejenigen der *O. lata*. Die Pflanze entfaltet ihre Blüten dicht unter der Spitze, indem oberhalb der geöffneten Blüten nur noch ein kurzes Stück des Stengels zu sehen ist. Die Blüten sind von unregelmäßiger Gestalt. Die Antheren enthalten zahlreiche sterile Pollenkörner und außerdem sind viele vier-

---

<sup>1)</sup> Hugo de Vries, *O. Lamarckiana* mut. *simplex*. Berichte der Deutsch. Bot. Ges., Bd. XXXVII.

eckige Körner nachzuweisen, was wohl auf eine starke Mutabilität in *Gigas* schließen läßt. Die Griffel sind kürzer als bei *O. Lamarckiana*. Die Form der Narben ist, wie man leicht aus den Figuren ersehen kann, bei dieser Mutante sehr wechselnd, und ähnelt der von *O. lata* beträchtlich. Diese abnormen Narben findet man häufig im Anfange der Blütezeit, also Ende Juli; später verschwinden sie mehr und mehr. Die Anzahl der Chromosomen war hier 14<sup>1)</sup>, also dieselbe Zahl, welche bereits für *O. Lamarckiana* und die meisten andern *Oenotheren* nachgewiesen worden war.

## 2. *Oenothera blandina*.

Auch von dieser Pflanze, welche dem *Velutina*-Komponenten der *O. Lamarckiana* sehr nahe kommt<sup>2)</sup> und mit *O. simplex* gekreuzt, die den *Lacta*-Komponenten darstellt, einen *Lamarckiana*-ähnlichen Bastard gibt, wurden einige Pflanzen geprüft. Die Rosettenblätter sind lang gestielt, schmal, undeutlich gezähnt und mehr oder weniger gefaltet. Die Hauptachse ist tief rot gefärbt, und auch die Blütenknospen sind rot tingiert. Blüten von sehr regelmäßigem Bau, mit langem Griffel und glatten Kronenblättern. Am Grunde des Hauptstengels findet man stets viele Seitenzweige. Die Zahl der Chromosomen erwies sich als 14.

## 3. *Oenothera simplex semigigas*.

Das Material stammte unmittelbar aus einer Kultur von *O. simplex*. Da bei dieser letzteren die *Velutina*-Gameten nicht vorhanden sind, fehlt bei dieser *Semigigas* auch die rote Farbe vollständig. Die Blütenknospen haben die typische, gebogene, für *O. simplex* kennzeichnende Form und sind kürzer als diejenigen der *O. Lamarckiana semigigas*. Auch die geöffneten Blüten sind beträchtlich kleiner. Der Blütenstaub ist ziemlich steril und enthält zwei Typen von Körnern, viereckige, wie die der *O. gigas*, und dreieckige, wie sie bei den andern *Oenotheren* gesehen werden. Nach den Mendelschen Spaltungsregeln müssen bei der Reduktionsteilung einer Hybride die elterlichen Eigenschaften sich isoliert über die Gameten verteilen, doch ist dieses bei diploiden

<sup>1)</sup> J. M. Geerts, Über die Zahl der Chromosomen von *O. Lamarckiana*. Berichte der Deutsch. Bot. Ges., Bd. 25, 1907 und Bd. 26 a, 1908.

R. R. Gates, The chromosomes of *Oenothera*. Science, N. S., Vol. 27, Jan. 1908.

Anne M. Lutz, Chromosomes of the somatic cells of the *Oenothera*'s. Science, N. S., Vol. 27, Febr. 1908.

<sup>2)</sup> Hugo de Vries, *O. Lamarckiana mut. velutina*. Bot. Gaz., T. LXIII, 1917.

Organismen wegen der Gleichförmigkeit der Sexualzellen selten<sup>1)</sup> unmittelbar beobachtet worden.

Nur in der zweiten Generation, nach der Kopulation der Gameten, tritt die Spaltung sichtbar auf. Hier sind wenigstens die Pollenkörner morphologisch verschieden und da die Zahlen sich ungefähr wie 1 : 1 verhalten, liegt hier vielleicht ein Beispiel von der Hauptregel des Mendelschen Gesetzes vor. Selbstverständlich wird aber die partielle Sterilität hiermit noch nicht erklärt.

Ich zählte 21 Chromosomen in den Kernplatten<sup>2)</sup>, In den meisten derselben kann man deutlich Gruppen von je drei Chromosomen unterscheiden, doch gibt es immer auch Chromosomen, welche unregelmäßig dazwischen gelegen sind. So sieht man z. B. in der abgebildeten Kernplatte fünf Gruppen von je drei Chromosomen.

#### 4. *Oenothera (blandina × simplex) semigigas*.

Diese Pflanze entstand durch Mutation bei der Kreuzung von *O. blandina* mit *O. simplex*. Die Blätter sind nicht so bucklig wie die der *O. Lamareckiana*. Die Hauptachse, welche die bekannten roten Punkte zeigt, ist reichlich verzweigt. Die Form der Blütenknospen ist jener von *O. Lamareckiana* ähnlich, doch sind sie dicker und mehr behaart, und da die Hochblätter breiter sind, erhält man von oben auf die Rispe sehend ein ganz anderes Bild. In fast allen Merkmalen ist ferner die Mitwirkung der *Velutina*-Gameten zu sehen. Die Blüten sind stattlich und erreichen oft eine Breite von 10 cm. Ich fand hier ebenfalls 21 Chromosomen. Da *O. blandina*, wie bekannt ist, die Mutabilität eingebüßt hat, so kann die in *Gigas* mutierte Gamete nur von der *O. simplex* herkommen. Dies ist um so mehr wahrscheinlich, als der *Simplex*-Pollen viele viereckige Körner aufzuweisen hat, wie ich bereits erwähnt habe.

<sup>1)</sup> O. Renner, Über Sichtbarwerden der Mendelschen Spaltung im Pollen von *Oenothera*-Bastarden. Berichte der Deutsch. Bot. Ges., Bd. XXXVII, 1919.

Zur Biologie und Morphologie der männlichen Haplonten einzelner *Önotheren*. Berichte der Deutsch. Bot. Ges., Bd. XXXVII, 1919.

<sup>2)</sup> J. M. Geerts, Cytologische Untersuchungen einiger Bastarde von *O. gigas*. Berichte der Deutsch. Bot. Ges., Bd. XXIX, 1911.

Anne M. Lutz, Triploid Mutants in *Oenothera*. Biol. Centralbl., Bd. XXXII, 1912.

Theo J. Stomps, Die Entstehung von *O. gigas* de Vries. Berichte der Deutsch. Bot. Ges., Bd. XXX, 1912.

Derselbe, Mutation bei *O. biennis* L. Biol. Centralbl., Bd. XXXII, 1912.

Derselbe, Parallele Mutationen bei *O. biennis* L. Berichte der Deutsch. Bot. Ges., Bd. XXXII, 1914.



Es liegt hier also ein Beweis von in *Gigas* mutiertem Pollen vor, und dieses im Widerspruch mit der Meinung von Gates<sup>1)</sup> der für die Entstehung von *O. gigas* eine zufällige Verdoppelung der Chromosomen in der befruchteten Eizelle verantwortlich macht.

#### 5. *Oenothera simplex nanella*.

Dieser Zwerg enthielt die normale Zahl von 14 Chromosomen in seinen Zellen, wie solches ja auch für die Zwergre von *O. Lamarckiana* bekannt ist.

#### 6. *Oenothera simplex nanella mut. duplex*.

Dies war eine Pflanze, welche als Rosette überwintert worden war, aber sich im Jahre 1918 von den anderen Zwergen derselben Kultur nicht unterschieden hatte. Es war ein ganz kurzer, typischer Zwerg, der leider nicht geblüht hat, da die Blütenknospen aus unbekannten Ursachen in einem ganz jugendlichen Stadium vertrockneten und abfielen. Die Zahl der Chromosomen erwies sich hier als 28. Ich habe mehrere Wurzeln untersucht und konnte in allen Schnitten in Plerom, Periblem und Dermatogen dieselbe Zahl nachweisen, wodurch bewiesen wird, daß keine syndiploide Zellen studiert wurden. Bekanntlich führt unter den Mutanten von *O. Lamarckiana* nur *O. gigas* 28 Chromosomen in ihren Kernen und hier ist es also klar, daß die Statur nicht ein unerläßliches *Gigas*-Merkmal ist. Man hat ein solches viel mehr in der Form des Blütenstaubes und in der Dicke der Knospen zu suchen. Gates und Miss Lutz<sup>2)</sup> hatten zuerst gefunden, daß *O. gigas* 28 Chromosomen hat. Seitdem ist dies noch mehrfach studiert und nachgewiesen worden; auch für die *Gigas*-Formen anderer Arten von *Oenothera*. In den meisten Fällen trifft ein mutierter Gamet mit einem normalen zusammen und das neue Individuum wird dann  $14 + 7 = 21$  Chromosomen in seinen Zellen führen: also eine *Semigigas* darstellen. Nur ein Zufall gibt die Verbindung zweier mutierten Gameten; aus der dann selbstverständlich die *Gigas* entsteht.

<sup>1)</sup> R. R. Gates, The stature and chromosomes of *O. gigas* de Vries. Archiv f. Zellf., Bd. III, 1909.

<sup>2)</sup> R. R. Gates, The stature and chromosomes of *O. gigas* de Vries. Arch. f. Zellf., Bd. III, 1909.

Anne M. Lutz, A preliminary note on the chromosomes of *Oenothera* Lam. and one of its mutants *O. gigas*. Science N. S. Vol. 26, Aug. 1907.

7. *Oenothera simplex lata*.

Typische *lata* mit breiten, abgerundeten Rosettenblättern mit vielen Buckeln. Blütenknospen dick. Die ganze Rispe ein wenig nickend. Diese Pflanze enthielt in ihren Kernen 15 Chromosomen, wie solches auch für *O. Lamarckiana* mut. *lata* bekannt ist<sup>1)</sup>.

8. *Oenothera simplex linearis*.

Diese Form ist der *O. simplex* sehr ähnlich, hat aber viel schmalere, nahezu linealische Blätter und dünne schlanke Blütenknospen. Sie hat 14 Chromosomen in ihren Kernen. Auch einzelne aus *O. simplex scintillans* erzeugte Pflanzen vom Typus *linearis* zeigten 14 als diploide Chromosomenzahl.

9. *Oenothera simplex deserens*.

Die Rosettenblätter sind gestielt und an der Spitze abgerundet. Die mittleren sind aufgerichtet.

Hauptachse wellig gebogen und später spröde, wie bei *O. rubrinervis*, doch fehlt die rote Farbe.

Blütenknospen kurz und dick; 14 Chromosomen.

10. *Oenothera secunda*.

Bei dieser, der *O. Lamarckiana* ähnlichen Pflanze sind die Blätter durchschnittlich kleiner und weniger bucklig. Die Hauptachse ist verzweigt. Die Blütenknospen stimmen mit denen der *O. Lamarckiana* überein, doch sind sie ein wenig gebogen. Die ganze Pflanze zeigt die rote, mit derjenigen der *Velutina* übereinstimmende Farbe, aber in geringerem Grade. 14 Chromosomen.

11. *Oenothera secunda lata*.

Eine im Frühling 1919 aus *O. secunda* entstandene typische *Lata*-Pflanze mit gebogener Blütenrispe und breiten gebuckelten Blättern. Sie enthielt 15 Chromosomen, wie die *O. simplex* mut. *lata*.

Wir erhalten somit für die untersuchten Formen die folgenden Chromosomenzahlen:

<i>O. simplex</i>	. . . . .	14 Chrom.
„ <i>blandina</i>	. . . . .	14 „
„ <i>simplex nanella</i>	. . . . .	14 „
„ „ <i>linearis</i>	. . . . .	14 „
„ „ <i>deserens</i>	. . . . .	14 „

<sup>1)</sup> Anne M. Lutz, Chromosomes of the somatic cells of *Oenotheras*. Science N. S. Vol. 27, Febr. 1908.

<i>O. secunda</i> . . . . .	14	Chrem.
„ <i>simplex lata</i> . . . . .	15	„
„ <i>secunda lata</i> . . . . .	15	„
„ <i>simplex semigigas</i> . . . . .	21	„
„ ( <i>blandina</i> $\times$ <i>simplex</i> ) <i>semigigas</i> . . . . .	21	„
„ <i>simplex nanella duplex</i> . . . . .	28	„

Diese Ergebnisse entsprechen den, aus den morphologischen Merkmalen abgeleiteten Erwartungen für die einzelnen neuen Mutanten. Sie bestätigen somit die Folgerung, daß *O. Lamarekiana* mut. *simplex*, trotz des Fehlens der Velutina-Gameten, nahezu dieselbe Mutabilität besitzt wie *O. Lamarekiana*.

Amsterdam.

### Erklärung der Tafel.

Alle Kern-Figuren wurden mit der Camera lucida gezeichnet, unter Benutzung einer hom. Im. 3 m. m.

Fig. 1. Kernplatte von *Oenothera simplex*.

Fig. 2. Kernplatte von *Oenothera simplex semigigas*. Hier sind fünf Gruppen von je 3 Chromosomen nachzuweisen.

Fig. 3. Kernplatte von *Oenothera simplex nanella* mut. *duplex*. Die Chromosomen liegen deutlich in Paaren.

Fig. 4. Kernplatte von *Oenothera simplex lata*.

Fig. 5. Pollen von *Oenothera simplex semigigas*. Die fertilen Körner sind punktiert.

Fig. 6. a, b, c, d, e, f, g, h und i, Abnorme Narben von *Oenothera simplex*.



# Experimentelle Vererbungsstudien an Infusorien.

Von **Victor Jollos.**

(Eingegangen 28. Mai 1919.)

Vor einer Reihe von Jahren habe ich Untersuchungen über Variabilität und Vererbungserscheinungen bei Infusorien veröffentlicht, die unter anderem dazu führten, neben den Kategorien der Modifikationen und Mutationen noch Erscheinungen besonderer Art zu unterscheiden, die ich als „Dauermodifikationen“ bezeichnete. Wie schon der Name ausdrückt, handelt es sich dabei prinzipiell um Modifikationen, d. h. im Gegensatz zu den Mutationen um keine, im Sinne unserer heutigen Anschauungen die Gene berührende, also streng erbliche Veränderungen. Dies war daran zu erkennen, daß bei Ausschaltung der die Veränderung künstlich hervorrufenden Faktoren allmählich auch die erzielte Umbildung wieder zurück ging, sowie vor allem daran, daß diese, durch häufigen schroffen Wechsel der Außenbedingungen zu beschleunigende Rückbildung durch eine Konjugation mit einem Schlage herbeigeführt wird. Einige meinen alten Untersuchungen entnommene Beispiele werden diese Verhältnisse am besten klarlegen.

Es handelt sich dabei um Versuche über die Einwirkung verschiedener Temperaturen, sowie über Giftgewöhnung bei *Paramecium caudatum*. Sämtliche Versuche (und ebenso auch die neuen, über die ich weiter berichten werde) wurden mit Stämmen angestellt, die jeweils von einem einzigen Individuum aus durch fortgesetzte, gewöhnliche Zweiteilung gezogen waren, also mit Individuallinien, wie ich es damals nannte, oder Klonen, nach der jetzt üblich gewordenen Bezeichnung.

Ein solcher Stamm B wurde normalerweise stets durch eine Lösung von 1,1 zu 100 einer  $\frac{1}{10}$  n Lösung von arseniger Säure abgetötet. Durch langsame Steigerung einer noch unschädlichen Konzentration

konnte er schließlich bis an 1,9 zu 100 gewöhnt und in dieser Lösung dauernd weiter geführt werden. Wurden aber Infusorien aus dieser Lösung in die normalen Kulturbedingungen (Liebig's Fleischextrakt 0,025:100 oder Salatwasser) zurückgebracht und nach einigen Tagen wieder der Wirkung von arseniger Säure ausgesetzt, so erwies sich wiederum schon eine 1,1%ige Konzentration als tödlich. In diesem Falle lag also keinerlei erbliche Umänderung der Infusorien vor, es handelt sich um eine gewöhnliche Modifikation.

Bei anderen Versuchen ließ sich aus demselben Stamm B eine Abzweigung erzielen, die noch bei einer Konzentration von 5:100 dauernd weiter züchtbar war, ohne erkennbar geschädigt zu werden. Diese Giftfestigkeit blieb auch erhalten, wenn die Paramaecien in arsenfreiem Medium weitergeführt wurden. Erst nach über sieben Monaten arsenfreier Kultur war der Beginn, nach über zehn Monaten der Abschluß einer Rückbildung zum ursprünglichen Verhalten des Stammes B festzustellen. Bei einem anderen Paramaecienstamm, der noch gegen eine Konzentration von 3:100 gefestigt worden war, während er ursprünglich stets durch 1:100 abgetötet wurde, ging die Widerstandsfähigkeit nach vier Monaten arsenfreier Kultur bei vegetativer Vermehrung allmählich zurück, dagegen war sie bei einem Seitenzweige, in dem es schon nach einem Monat arsenfreier Weiterzucht zur Konjugation kam, bei den aus den Exkonjuganten hervorgegangenen Kulturen mit einem Schlag verschwunden. In diesen Fällen, bei denen also eine langdauernde, sich unter Umständen durch hunderte von Teilungsschritten erhaltende, experimentell erzeugte Veränderung erzielt war, können gleichfalls die Gene nicht beeinflußt worden sein, da eben die Veränderung, langsam bei vegetativer Vermehrung, mit einem Schlag durch Konjugation zum Schwinden gebracht wurde. Es handelt sich also um Dauermodifikationen.

Bei Temperaturversuchen traten innerhalb eines Stammes ( $\alpha$ ) Individuen auf, die sich durch ihre erheblich geringere Größe und durch ihre Anpassungsfähigkeit an höhere Temperatur vom Ausgangsstamm unterschieden. Diese abweichenden Eigenschaften behielten aus derartigen isolierten Paramaecien gezogene Linien ( $\alpha_1$ ) auch nach über einem Jahre normaler Kultur unverändert bei, und sie behielten sie auch nach einer Konjugation (ja sogar nach mehreren Konjugationen). Im Gegensatz zu den zuvor erwähnten langdauernden Beeinflussungen durch arsenige Säure, handelt es sich also hier um Veränderungen, die weder im vegetativen Leben, noch im Anschluß an Befruchtungsvorgänge

zurückgebildet werden. In diesem Falle sind wir daher berechtigt, von einer Veränderung der erblichen Anlage, der Gene zu sprechen. Hier handelt es sich somit um eine Mutation.

Von den drei genannten verschiedenen Veränderungsformen bedürfen die Modifikationen keiner besonderen Erklärung, und auch die Mutationen, so ungeklärt die Bedingungen ihrer Entstehung vorläufig auch sind, scheinen sich prinzipiell nicht von den bei vielzelligen Lebewesen beobachteten Mutationserscheinungen zu unterscheiden. Destomehr bedürfen aber die Dauermodifikationen einer eingehenderen Analyse, zumal da es sich ja hierbei offenbar um bei den Protisten (Protozoen, sowohl wie Bakterien, Algen und Pilzen) recht weit verbreitete und häufig irrig gedeutete Veränderungen handelt (vergl. Jollos 1914). Leider konnte diese genauere Prüfung nicht an den oben erwähnten durch arsenige Säure hervorgerufenen Dauermodifikationen ganz durchgeführt werden, da meine jahrelang geführten hierzu besonders geeigneten Münchener *Paramaecium*-Stämme während einer längeren unfreiwilligen Unterbrechung meiner Arbeit bei Kriegsbeginn eingingen und ich späterhin keine für Arsenversuche derart günstigen Linien finden konnte. Dagegen traten im Verlaufe von Versuchen über die Beeinflussung von Wachstum und Teilung durch verschiedene chemische Verbindungen Veränderungen ähnlicher Art auf, die sich eingehender analysieren ließen.

Auf die Einwirkung der verschiedenen Ionen auf Wachstum und Teilung der *Paramaecien* soll hier nicht näher eingegangen werden, zumal da es sich um ein recht schwankendes, von verschiedenen noch unbekannten Faktoren abhängiges Verhalten handelt. Erwähnt sei nur, daß Lithium- und vor allem K-Ionen in der Regel (aber durchaus nicht immer) eine Steigerung, Ca-Verbindungen dagegen eine Herabsetzung der Teilungsfrequenz bedingen<sup>1)</sup>. Als Beispiel sei Tabelle 1 (s. S. 80) angeführt, die nebeneinander die Teilungsrate des gleichen Stammes H von *Paramaecium aurelia* in Bouillon, in Kalziumnitrat- und Kaliumchloridlösung wiedergibt.

Versetzt man die *Paramaecien* aus der Ca-Lösung wieder in die „normale“ Bouillon, so finden wir meist gleich oder doch nach wenigen Tagen wieder die für den betreffenden Stamm unter diesen Bedingungen

<sup>1)</sup> Wegen dieser schwankenden Resultate habe ich meine schon seit mehreren Jahren erhaltenen Ergebnisse bisher nicht veröffentlicht. In jüngster Zeit hat J. Speck (Biol. Centralblatt 1919) Versuche über Erhöhung der Teilungsfrequenz von *Paramaecium* durch Lithiumchlorid mitgeteilt, dabei aber gleichfalls ein noch unaufgeklärtes inkonstantes Verhalten der *Paramaecien* gefunden.



normale Teilungsfrequenz. Anders kann dies aber werden, wenn man die *Paramaecien* sehr lange in der Ca-Lösung beläßt. Allerdings sind die Ergebnisse hierbei noch inkonstanter als bei der primären Einwirkung der Ca-Ionen überhaupt. So kann es vorkommen, daß nach Zurückversetzung in die gewöhnliche Nährlösung zunächst eine Steigerung der Teilungsrate über die Norm erfolgt (ein Verhalten, das eine Analogie

Zahl der aus einem isolierten <i>Paramaecium</i> hervorgegangenen Individuen in		März 1916															
		am 4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16			
Liebig's Fleischextrakt 0,025:100		4	4	4	2	4	4	2	2	4	2	4	4	2			
Calciumnitrat $\frac{1}{200}$ n		2	2	1	2	1	2	2	2	1	2	2	2	2			
Kaliumchlorid $\frac{1}{200}$ n		8	4	4	2	4	8	8	4	4	4	4	4	8			

Tabelle 1.

in Veränderungen der Teilungsrate bei Temperaturwechsel findet). In einer Reihe von Versuchen zeigte es sich aber, daß die Teilungsrate auch nach Zurückversetzung in die gewöhnliche Kulturlösung verlangsamt blieb. So besaß die Linie H von *Paramaecium aurelia*, die vom 4. Januar bis zum 6. April 1917 in einer Ca-Lösung gehalten worden war, und die wir von da an als HCa bezeichnen, nach Zurückversetzung in Bouillon folgende Teilungsrate (Tab. 2):

		April 1917																
Datum		7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21		
Vermehrungsziffer von Stamm H (ca) (nach 3 Mon. Ca-Einwirkg)		2	2	1	2	2	2	2	1	2	1	2	2	2	1	2		
Von Stamm H (unbeeinfl.)		4	4	2	4	2	4	2	4	4	2	4	2	4	4	2		

Tabelle 2.

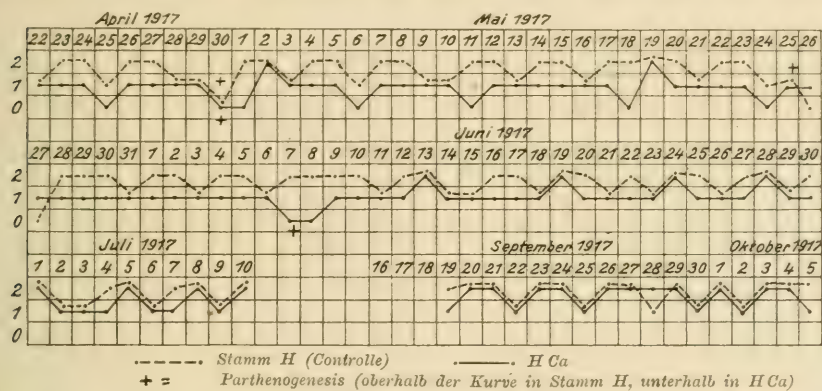
während ein parallel geführter Zweig desselben Stammes, der der Ca-Wirkung nicht ausgesetzt gewesen war, unter den gleichen Bedingungen fast die doppelte Vermehrungsziffer aufwies, wie ein Blick auf Figur 2 lehrt.

Dieser Unterschied blieb bei rein vegetativer Vermehrung auch nach einem, ja selbst nach zwei Monaten bestehen, wie die weitere Tabelle.(3) sofort zeigt:

Wir haben also auch hier eine bei Zurückversetzung in die normalen Bedingungen durch viele Teilungen hindurch erhalten bleibende, künstlich erzeugte Veränderung des *Paramaecium*stammes H vor uns, und es fragt sich nun, handelt es sich hierbei um eine Dauermodifikation

oder um eine Mutation? Die Entscheidung mußte auch hier wieder die weitere Beobachtung und vor allem das Verhalten nach einer Konjugation bringen.

Bei diesen Versuchen bestand aber noch eine weitere Prüfungsmöglichkeit, die mir bei meinen alten Arsenversuchen noch nicht zur Verfügung gestanden hatte: das Verhalten nach Parthenogenese. Hatten doch inzwischen die schönen Arbeiten von Woodruff und Erdmann gezeigt, daß es sich bei der Parthenogenese um ein typisches, im Lebenslauf der Paramaecien relativ häufig feststellbares Geschehen handelt, während ich selbst den Nachweis der leichten



Figur 3.

experimentellen Auslösbarkeit der Parthenogenese führen konnte (Jollos 1916).

Die weitere Beobachtung des abgeänderten Stammes (H Ca) bei vegetativer Vermehrung ergab, daß die Verlangsamung der Teilungsrate, wie im April und Mai auch noch im Juni 1917 ziemlich unverändert erhalten blieb. Erst Ende Juni zeigt sich eine Annäherung an das normale Verhalten, das Anfang Juli fast und Mitte September (in der Zwischenzeit wurden keine genauen Prüfungen vorgenommen) völlig wieder erreicht war (vergl. Fig. 3).

In einer Abzweigung dieser Zählkulturen gelang es Ende Mai Konjugation zu erzielen. Zehn Tage darnach<sup>1)</sup> wurden von den Nach-

<sup>1)</sup> Während der ersten zehn Tage belasse ich die Exkonjuganten in der größeren Flüssigkeitsmenge, in der die Konjugation stattfand, da erfahrungsgemäß während der ersten Tage nach der Konjugation ein ganz variables Verhalten besteht und durch die Versetzung in die Objektträgerkulturen die ohnehin bekanntlich sehr große Mortalität der Konjuganten nur zwecklos stark erhöht wird.

kommen der Exkonjuganten die üblichen Zählkulturen angelegt. Es fand sich nunmehr folgende Teilungsrate (Tab. 4), also wie der Vergleich zeigt, die Norm für unsere Linie.

Zur Prüfung des Einflusses der Parthenogenese endlich wurden von dem veränderten Hauptstamm Kulturen abgezweigt und in ihnen wiederholt Parthenogenese ausgelöst (wie ich es 1916 eingehender beschrieben habe).

Auf Tabelle 5 sind die Zeiten der Parthenogenese durch ein + angezeigt, ebenso auf den vorangegangenen und folgenden Tabellen. (Bei der langen Dauer der Versuchsreihen sind ja naturgemäß auch unter den gewöhnlichen Bedingungen der Zählkulturen wiederholt Parthenogenesen zu beobachten.)

Wir erschen aus der Tabelle, daß die Parthenogenese wider Erwarten zunächst so gut wie gar keinen Einfluß ausübt: die Teilungs-

	Mai 1917																Juni 1917							
	74	75	76	77	78	79	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	1	2	3	4	5
H(oo) nach	4	4	2	4	4	2	4	2	4	4	4	4	2	2	4	4	2	4	4	2	4	4	4	2
Conjugation	4	4	2	4	4	4	4	2	4	4	4	2	2	7	7	4	4	2	4	4	2	4	2	4
Controle H	4	4	2	4	4	4	4	2	4	4	4	2	2	7	7	4	4	2	4	4	2	4	2	4

Tabelle 4.

rate bleibt nach der ersten und auch nach der zweiten Parthenogenese unverändert herabgesetzt. Auch nach der dritten bleibt sie noch etwas unter der Norm, um erst nach der vierten wieder das für den unbeeinflussten Stamm normale Verhalten aufzuweisen, das, wie wir sahen, schon durch eine einzige Konjugation erzielt wurde. In einem andern Falle bedurfte es dreier Parthenogenesen, in einem dritten (aus dem Jahre 1916) sogar fünf, bis der gleiche Effekt erzielt war wie durch eine einzige Konjugation, nämlich die Rückkehr zur normalen Teilungsfrequenz. Immerhin bringt aber auch die Parthenogenese gegenüber der einfachen vegetativen Vermehrung eine erhebliche Beschleunigung der Rückbildungsvorgänge mit sich<sup>1)</sup> (vergl. Tab. 5 und 3, sowie 8).

<sup>1)</sup> Da ja bei langer Versuchsdauer, vor allem unter den Bedingungen der Zählkulturen, das Auftreten von Parthenogenese kaum vermeidbar ist (vergl. Jollos 1916), so könnte man den Einwand machen, daß die Rückbildungsvorgänge allein durch die Parthenogenese bedingt wären. Dagegen spricht aber die nicht selten festzustellende Rückbildung weniger tief wurzelnder Veränderungen schon während der einfachen vegetativen Vermehrung, vor Eintritt der ersten Parthenogenese, ferner auch das aus unseren Tabellen (vergl. Tab. 8a!) zu ersiehende Verhalten der Zählkulturen veränderter Stämme, bei denen häufig die Rückkehr zur Norm gerade während der einfachen vegetativen Vermehrungsperiode erfolgt, und nicht im Anschluß an eine Parthenogenese.



Wenn wir also von dem nicht erwarteten quantitativen Unterschiede in der Einwirkung von Konjugation und Parthenogenese absehen, so ist festzustellen, daß die geschilderten durch Kalziumlösungen hervorgerufenen Veränderungen bei *Paramecium aurelia* im Prinzip durchaus den von mir beschriebenen Dauermodifikationen unter Arseneinwirkung entsprechen: hier wie dort haben wir Veränderungen, die auch nach Beseitigung der auslösenden Faktoren lange Zeit, durch dutzende, unter Umständen sogar durch hunderte von Generationen, oder sagen wir besser Teilungsschritten, erhalten bleiben, aber dann bei rein vegetativer Vermehrung schließlich doch schwinden. Hier wie dort läßt sich der Prozeß durch häufigen Wechsel der Außenbedingungen beschleunigen, und endlich: hier wie dort wird die Veränderung durch die Konjugation sofort beseitigt.

April 1917															Mai 1917																			
	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Controlle H	4	2	4	2	4	2	2	4	4	2	4	4	2	2	7	4	4	2	4	4	2	4	4	2	2	4	4	2	4	2	4	4	2	4
H (ca)	2	7	2	2	2	1	2	2	2	2	1	2	2	2	2	7	1	4	2	2	2	1	2	2	2	2	1	2	2	2	2	2	2	1
Abzweigung von H (ca)	7	2				+		2	2	1	2					+		2	2	2			+		4	2	2	2	2	4	2	2	4	2

⊕ = künstlich erzielte Parthenogenese

⊕ = „spontane“ Parthenogenese

Tabelle 5.

Soweit fügen sich also auch die durch Kalziumnitratlösungen bedingten Veränderungen ganz in den alten Rahmen der Dauermodifikation. Ein neues Moment ergab sich aber bei Weiterführung der Versuche: Ein Teil der am 4. Januar 1917 in Kalziumnitrat gebrachten *Paramecien* — wir bezeichnen ihn als HCa<sub>1</sub> — wurde in dieser Lösung bis zum 25. November 1917 gelassen. Nach der Zurückversetzung in normale Kulturbedingungen zeigte sich, wie in den früher geschilderten Fällen, eine starke Herabsetzung der Teilungsfrequenz (vergl. Tab. 8, 8a).

Diese Herabsetzung blieb, wie wir sehen, zunächst während des Dezember 1917, Januar und Februar 1918 bei vegetativer Vermehrung unverändert bestehen. Sie erhielt sich auch nach der ersten, zweiten und dritten Parthenogenese — und endlich: sie wurde auch durch eine Konjugation nicht beseitigt. Konjugation wurde im Januar 1918 in einer Abzweigung erzielt. Wir finden danach folgende Vermehrungsziffer (Tab. 6), somit keinerlei Rückbildung zum normalen Verhalten des Stammes H!



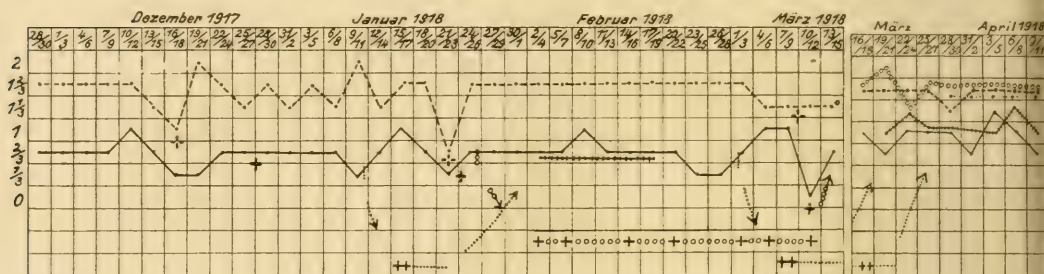
Bei einer Abzweigung von unserer Kultur HCa<sub>1</sub>, d. h. des vom Januar bis November 1917 der Kalziumwirkung ausgesetzt gewesenen Stammes H.

Tabelle 8.

gelaug es ferner Anfang und Mitte März, also rasch hintereinander, zwei Konjugationen auszulösen, mit dem Erfolge, daß alsdann unmittelbar nach der zweiten Konjugation, also im März, die Rückkehr zur Norm eingetreten war, während bei vegetativer Vermehrung erst Anfang Juli das gleiche Ergebnis zustande kam. Und ebenso konnte in einer

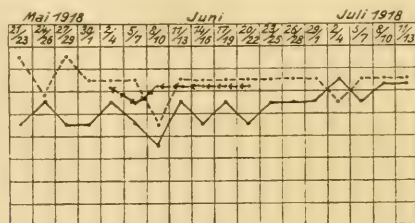


anderen Abzweigung durch Häufung von sieben Parthenogenesen die Rückbildung gleichfalls schon im März erzwungen werden. Ganz wie bei den arsenfesten Dauermodifikationen wurde endlich auch durch wiederholten Wechsel der Kulturbedingungen — zeitweise Kultur in KCl sowie Ringerscher Lösung (in Verdünnung 1:20), Kultur bei 30° — eine erhebliche Beschleunigung der Rückbildung bewirkt. Auf Tabelle 8 ist dies verschiedene Verhalten bei vegetativer Vermehrung, abgeänderten



Teilungsrate innerhalb 24 Stunden.

Vom 13. April bis 20. Mai werden die Stämme als Massenkulturen weitergeführt, dann (nach Auslösung von Parthenogenesis in H wie H Ca<sub>1</sub>), wieder Objektträger-Zählkulturen.



— H. Ca<sub>1</sub>.  
 - - - H.  
 ○○○○○ H. Ca<sub>1</sub> mit Parthenogenesis.  
 ●●●●● H. Ca<sub>1</sub> mit Konjugation.  
 +++ H. Ca<sub>1</sub> mit Konjugation.  
 ←→ H. Ca<sub>1</sub> mit Milieuwechsel.

⌈- = Parthenogenesis.  
 + = Konjugation.

Tabelle 8a.

Kulturbedingungen, Parthenogenese und Konjugation für einen der Hauptversuche vollständig zusammengestellt, auf Fig. 8a eine zusammenfassende graphische Darstellung der wesentlichsten Daten dieser Serie gegeben.

All diese Beobachtungen zeigen uns zur Genüge, daß es auch bei den der ersten Konjugation trotztenden Veränderungen sich nicht um eine Beeinflussung der Gene, nicht um eine Mutation, sondern ebenso wie bei den von uns zuvor geschilderten Umbildungen nur um Dauermodifikationen handeln kann.

Nach den Versuchen mit den arsenfesten Paramaecien und ebenso nach unseren ersten Beobachtungen an den durch Kalziumwirkung erzielten Umstimmungen konnte es so erscheinen, als wenn alle derartigen Veränderungen, alle Dauermodifikationen, eine feste Schranke an der Konjugation fänden, die als ein Jungbrunnen alles dem Körper der Protisten Aufgezwungene mit einem Schlage beseitigte. Die nunmehr vorliegenden Erfahrungen lehren, daß dem nicht so zu sein braucht, Wohl zeigen auch sie, daß im Zusammenhange mit der Befruchtung tiefgreifende Umwandlungen im Stoffwechsel und inneren Bau der Infusorien stattfinden müssen, Umwandlungen, von denen uns unsere allein mit morphologischen Methoden arbeitenden Forschungen kaum eine schwache Vorstellung geben können — aber bei alledem handelt es sich zwar um die offenbar tiefgreifendsten Prozesse im Leben der Infusorien, aber im Hinblick auf die Dauermodifikationen doch nur um quantitative Unterschiede gegenüber den Vorgängen auch des vegetativen Lebens. Denn fassen wir alle unsere bisherigen Erfahrungen über die Rückbildung aufgezwungener Veränderungen zusammen, so finden wir:

Die meisten scheinbaren Umwandlungen der Reaktionsnorm der Protisten sind durch keinerlei tiefergehende Veränderungen der lebenden Substanz bedingt — sie schwinden daher sogleich oder doch sehr bald nach Fortfall der einwirkenden äußeren Faktoren.

Haben die modifizierenden äußeren Bedingungen intensiver einwirken können, so finden wir auch nach ihrer Beseitigung eine längere Nachwirkung. Zur Wiederherstellung der Reaktionsnorm genügen nicht mehr die während weniger Teilungen ablaufenden Umsätze, sondern es bedarf dazu entweder längerer Zeit (und damit also auch zahlreicher Teilungsschritte), oder aber, es müssen in kürzerer Zeit die Reaktionsvorgänge innerhalb des Infusors auf irgend eine Weise gesteigert werden. Dazu standen uns als Mittel zur Verfügung: 1. häufiger schroffer Wechsel der Temperatur und sonstigen Außenbedingungen, ein Verfahren, das sowohl für sich allein unmittelbar wirksam ist, weiterhin aber auch mittelbar, durch die damit häufig bewirkte Auslösung unseres zweiten, stärkeren Hilfsmittels. Dieses zweite Mittel ist die Parthenogenesis, das dritte, stärkste, die Konjugation.

Die Beobachtungen lehrten uns ferner, daß eine gewisse, wenn auch nicht mathematisch streng festzulegende Relation zwischen den Wirkungen der genannten Faktoren im Hinblick auf die geprüften Dauermodifikationen besteht. So erwies sich beispielsweise für die Rückbildung der durch Kalziumeinwirkung entstandenen Dauermodifikationen

eine Parthenogenese im allgemeinen etwa ebenso wirksam wie 30—40 Teilungen (resp. wie die im vegetativen Leben während eines von 30—40 Teilungen beanspruchten Zeitraums erfolgenden Umsätze); eine Konjugation wiederum übte dieselbe Wirkung aus wie 3—6 Parthenogenesen (ein, wie wir erwähnten, nicht erwartetes und physiologisch an sich hochinteressantes Ergebnis, das uns wichtige, noch nicht bekannte, im Zusammenhange mit der Befruchtung stehende Zellvorgänge ahnen läßt). Aus der Aufstellung einer derartigen Relation zwischen den genannten Faktoren folgt auch ohne weiteres, daß Fälle tiefgreifender Umstimmungen der Infusorien möglich sind, denen gegenüber zwar unser stärkstes Rückbildungsmittel, die Konjugation, versagt, nicht aber eine Häufung der anderen Faktoren. Denn wenn, wie in unserm oben gewählten Beispiele, die Wirkung einer Konjugation auf eine Dauermodifikation gleichzusetzen ist der Wirkung von drei Parthenogenesen oder von etwa 100 Teilungen, so ist es begreiflich, wenn eine der Konjugation trotzende Umwandlung etwa nach 6 Parthenogenesen oder 200 Teilungen schwindet. „Stets kommt es eben“, wie wir schon 1913 formulierten, „nur darauf an, die dem Körper nur äußerlich ohne Beeinflussung seiner erblichen Anlagen aufgezwungene Veränderung durch Auslösung tiefgreifender Allgemeinreaktionen der Organismen wieder abzuschütteln“.

Nun könnte man aber die Frage aufwerfen: Sind wir überhaupt noch berechtigt in diesen Fällen von Dauermodifikationen, von einer „Nichtbeeinflussung der erblichen Anlagen“ zu sprechen? Sind wir noch berechtigt, den scharfen prinzipiellen Unterschied zwischen Dauermodifikation und Mutation zu machen, nachdem auch der Befruchtungsvorgang seinen Charakter als absolutes Kriterium bei unserer Beurteilung verloren hat? Ist diese Unterscheidung nicht nur eine Folge theoretischer Voreingenommenheit, während in Wirklichkeit ebenso wie zwischen den einfachsten Nachwirkungen und den extremsten Dauermodifikationen unserer Versuche, so auch zwischen den Dauermodifikationen und echten Mutationen nur quantitative und keinerlei prinzipielle Unterschiede bestehen? So verführerisch eine solche Anschauung manchem auch klingen mag, wir halten sie dennoch für irrig: Einmal zeigten uns die Erfahrungen mit unserer eingangs erwähnten bei Temperaturversuchen aufgetretenen Mutante, daß deren Veränderungen während über 14 Monaten d. h. ihrer ganzen Lebensdauer, und bei einem Teil der Prüfungen, der Wärmeresistenz, durch drei Konjugationen hindurch absolut unverändert erhalten blieben. Sodann aber lehrt uns doch wohl gerade das Verhalten der Dauermodifikationen, ihre Rückkehr



zur Reaktionsnorm schon bei vegetativer Vermehrung und noch schneller bei Parthenogenese und Konjugation, daß es auch bei den Protisten etwas geben muß, das „dem Getriebe der vegetativen Lebensprozesse bis zu einem gewissen Grade entzogen ist“. Es kann sich also bei den Dauermodifikationen nur um „den Protisten nur äußerlich aufgezungene Veränderungen handeln, die ihre potentiellen Fähigkeiten überhaupt nicht veränderten, sie zwar einige Zeit nicht zur Geltung kommen ließen, aber schließlich doch von ihnen überwunden wurden“ (Jollos 1914) — mögen wir darin nun die Wirkung gesonderter, spezieller Erbanlagen oder den Einfluß des unveränderten Ganzen auf eine abgeänderte Komponente erblicken.

Für den, der auch unserer *Paramecium* mutante skeptisch gegenübersteht und in ihr — so unwahrscheinlich es uns nach ihrem erwähnten Verhalten auch erscheint — nur einen quantitativen Unterschied gegenüber den Arsen- und Kalziumdauermodifikationen erblicken will, dürfte es also vorerst überhaupt keine Mutationen bei Protisten geben, und damit auch keine Analogie mit dem Verhalten der vielzelligen Organismen, deren „echte“ Mutationen eben nicht zurückgehen, eben auf einer Änderung der Erbanlage beruhen.

Und gerade die Schlüsse, die sich weiterhin aus den in dieser Abhandlung mitgeteilten Experimenten ziehen lassen, zwingen noch unter ganz anderen Gesichtspunkten zu einer strengen Scheidung unserer Dauermodifikationen von den Mutationen der Metazoen und Pflanzen.

Denn noch in anderer Hinsicht erscheinen die mitgeteilten Beobachtungen über das Verhalten der experimentellen Veränderung der Teilungsrate bei *Paramecium aurelia* von Interesse: die besonderen bei den Infusorien vorliegenden Strukturverhältnisse und die Möglichkeit nebeneinander an Individuen der gleichen genotypen Beschaffenheit die Wirkung von vegetativer Vermehrung, Parthenogenese und Konjugation zu prüfen, erlauben uns auch der Frage näher zu treten, auf welcher Art Veränderungen die erzielte Umstimmung zurückzuführen ist, wo wir die primären Bedingungen der veränderten Reaktionsnorm zu suchen haben.

Wir unterscheiden bei einem *Paramecium* summarisch drei Bestandteile: 1. den Plasmaleib mit all seinen äußeren und inneren Differenzierungen, 2. den Makronucleus, 3. den Mikronucleus (resp. die Mikronuclei).

Bei der vegetativen Vermehrung erfolgt eine einfache, nach unseren Kenntnissen äquale Teilung, sowohl von Makro- wie Mikronucleus, wie

auch des Plasmakörpers. Bei der Parthenogenese wird der alte Macronucleus beseitigt und dann ein neuer Makronucleus vom Mikronucleus aus gebildet. Der Mikronucleus teilt sich dabei wiederholt mitotisch, macht aber offenbar keine Reduktionsteilung durch. Wir haben hierbei also keinen Anlaß, seine weitergehende Veränderung anzunehmen. Bei der Konjugation endlich wird einmal, wie bei der Parthenogenese, der alte Makronucleus ausgeschaltet und ein neuer gebildet, darüber hinaus aber kommt es auch zur Reduktion des Mikronucleus und seiner Neuentstehung aus verschmelzenden Mikronucleushälften der beiden Konjuganten.

Fragen wir uns nun, ob die durch Kalziumeinwirkung entstandenen Dauermodifikationen durch Veränderung von Protoplasma, Makronucleus oder Mikronucleus primär bedingt sind, so ist festzustellen:

Am Makronucleus kann es nicht liegen, denn sowohl bei Parthenogenese wie bei Konjugation wird er gänzlich ausgeschaltet und durch einen neuen ersetzt, ohne daß die Dauermodifikation, wie wir gesehen haben, geschwunden wäre.

Und ebenso kann unsere Dauermodifikation nicht auf einer Veränderung des Mikronucleus beruhen. Mit einer solchen wäre zwar ihr Bestehenbleiben nach Parthenogenese ohne weiteres vereinbar, dagegen müßten wir erwarten, daß sie bei der Konjugation schwinden kann und andererseits bei vegetativer Vermehrung bestehen bleibt — also gerade das Gegenteil von dem tatsächlich beobachteten Verhalten.

Somit bleibt als einzig möglicher primärer Sitz der beobachteten Veränderungen das Protoplasma. Damit stimmt es durchaus überein, daß die Umwandlungen im Laufe rein vegetativer Vermehrung allmählich wieder abklingen, daß sie, sowohl nach Parthenogenese, wie nach Konjugation bestehen bleiben können, aber durch beide genannten Prozesse beschleunigt werden, — wirken diese Vorgänge auf das Plasma doch eben nur indirekt, wenn auch höchst intensiv ein.

In unserem Falle scheint es mir somit bewiesen, daß Umwandlungen, die sich viele Monate, durch dutzende oder hunderte von Teilungsschritten, durch mehrere Parthenogenesen, ja selbst durch eine Konjugation hindurch erhalten können (also auch im strengsten vererbungswissenschaftlichen Sinne von einer Generation auf die andere übergehen) auf Veränderungen des Protoplasmas beruhen. Damit soll natürlich nicht gesagt werden, daß nicht auch Makronucleus und Mikronucleus mit be-

einflußt werden, halten wir doch eine derartig schroffe Lokalisationsanschauung bei den intimen wechselseitigen Beeinflussungen der einzelnen Bestandteile der Zelle nicht für gerechtfertigt. Aber worauf es uns ankommt, und was durch die mitgeteilten Befunde bewiesen wird, ist: das unveränderte Erhaltenbleiben einer künstlich erzeugten Umstimmung unserer Paramaecien nach Ausschaltung der umstimmenden Faktoren, nach Neubildung von Makronucleus wie Mikronucleus, also unter Bedingungen, bei denen ausschließlich Veränderungen des Protoplasmas wirksam sein können.

Diese Befunde erhalten eine willkommene Ergänzung durch Versuche anderer Art, die Prowazek in einer nachgelassenen kleinen Abhandlung mitteilt, ohne daß damals die theoretische Tragweite der Befunde erkannt war. Prowazek berichtet über die Festigung von Colpidiumstämmen gegenüber Saponin. Er fand dabei, daß in manchen Fällen eine Festigung zu erzielen war, die lange Zeit auch bei Weiterführung unter normalen Bedingungen erhalten bleiben konnte, dann aber meist allmählich wieder abklang. Er erwähnt ferner, daß die Saponinfestigkeit eines seiner abgeänderten Stämme auch nach einer Konjugation erhalten blieb. Ich selbst habe entsprechende Versuche bei Paramaecium sowie bei Colpidium im Jahre 1917 durchgeführt und bin bei Colpidium zu dem gleichen Resultat gekommen (die Paramaecien konnte ich nicht zu einer erheblichen Saponinfestigkeit bringen), doch ist auch bei meinen Colpidienkulturen die Saponinfestigkeit stets nach längerer oder kürzerer Zeit völlig geschwunden. Das Saponin wird nun aber als spezifisches Protoplasmagift betrachtet. Wir haben also hier eine von ganz anderen Gesichtspunkten ausgehende, auf pharmakologisch-physiologischen Erfahrungen beruhende Übereinstimmung mit dem auf Grund unserer Kalziumversuche zuvor gezogenen Schluß, daß die dort beobachteten Dauermodifikationen ausschließlich oder doch in erster Linie durch Veränderungen des Protoplasmas bedingt sind.

Unsere Feststellungen besagen aber nun nicht etwa, daß jetzt alle Dauermodifikationen auf plasmatische Veränderungen zurückgeführt werden müssen. Schon für unsere arsenfesten Paramaecienstämme (und ebenso z. B. für die entsprechenden arznei- oder serumfesten Trypanosomen) ist dies noch keineswegs entschieden, wenn auch manches dafür spricht. Und weiterhin gibt es sicherlich Fälle — auf die ich auch schon in meiner 1914 in dieser Zeitschrift gegebenen Übersicht hingewiesen habe — bei denen die Dauermodifikationen gerade auf Ver-



änderungen von Bestandteilen des Kernes oder vom Kern aus gebildeter Strukturen beruht. In derartigen Fällen muß natürlich die Umstimmung nach einem Befruchtungsvorgang mit einem Schlage beseitigt werden, so daß damit hier ohne weiteres ein prinzipieller Unterschied gegenüber den Mutationen gegeben ist.

Dauermodifikationen wie die durch Kalziumlösungen erzeugten aber — und damit kommen wir noch einmal auf unsere früheren Ausführungen zurück — sind eben auch durch ihre protoplasmatische Bedingtheit von den nach allen unseren bisherigen Kenntnissen im wesentlichen auf Kernveränderungen beruhenden echten Mutationen der Metazoen, Pflanzen und, wie wir glauben, auch der Protisten im Prinzip geschieden. Denn nach wie vor sind wir auf Grund der vorliegenden Befunde der Ansicht, daß die Vererbungsvorgänge bei Protisten und „höheren“ Lebewesen bei richtigem Vergleich prinzipiell vollständig übereinstimmen. „Hier wie dort sind — wenn wir von den Kombinationen absehen — Modifikationen und Mutationen zu unterscheiden, Veränderungen, die sich bei den beiden Organismengruppen völlig übereinstimmend verhalten. Was die Mikroorganismen aber daneben auszeichnet, sind die Dauermodifikationen, Modifikationen besonderer Art, deren weite Verbreitung aus den Besonderheiten der Vermehrung der niederen Lebewesen unschwer zu verstehen ist.“ Wie die hier mitgeteilten Beobachtungen lehren, können eben vor allem auch Umstimmungen des Protoplasmas sich lange Zeit, durch eine große Zahl von Teilungen und auch über die generativen Vorgänge hinweg wirksam erhalten, also in diesem Sinne „erbliche“ Veränderungen bedingen.

Bau und Vermehrung der Protisten bringen es mit sich, daß bei ihnen derartige plasmatische Veränderungen häufiger und auffälliger in Erscheinung treten als bei Metazoen und Pflanzen; fehlen dürften sie aber auch bei diesen nicht. Schon besitzen wir z. B. in den Untersuchungen von Correns (1908, 1909) über die albomaculata Sippe von *Mirabilis Jalapa* ein schönes Beispiel plasmatisch bedingter erblicher Veränderung, schon sind in manchen Ergebnissen von Woltereck an Daphniden deutliche Übereinstimmungen mit den Dauermodifikationen der Protisten gegeben. Und es ist daher wohl auch die Annahme berechtigt, daß bei weiterer daraufhin gerichteter Forschung sich auch bei den für solche Feststellungen zunächst weniger günstigen „höheren“ Lebewesen noch in so manchem Fall die Bedeutung des Protoplasma für die Übertragung „erblicher“, dann aber nicht „mendelnder“ Charaktere wird nachweisen lassen. —

Durch unsere Ergebnisse bei den Dauermodifikationen von *Paramaecium* dürfte, scheint mir, auch eine Deutung für Untersuchungen von Jennings und seinen Schülern gefunden sein, die während der letzten Jahre veröffentlicht worden sind, mir aber infolge der Kriegsmaßnahmen erst unlängst, nach Abschluß meiner Arbeit, zugänglich wurden. Bekanntlich hat Jennings auf Grund seiner schönen Beobachtungen an *Paramaecium* mit als erster die Lehren Johannsens von der Ohnmacht der Selektion innerhalb von reinen Linien bestätigen können, hat als erster auf die Unveränderlichkeit reiner Linien bei asexueller Fortpflanzung hingewiesen. Um so mehr muß es daher Beachtung finden, daß gerade Jennings 1916 in einer mit allen Hilfsmitteln der exakten Erblchkeitsforschung durchgeführten Untersuchung an *Diffugia corona*, einem schalenbildenden Rhizopoden, zu dem entgegengesetzten Ergebnis gekommen ist. Durch planmäßige, längere Zeit hindurch fortgeführte Selektion bestimmter Schalenmerkmale gelang es ihm, eine, wie er glaubt, erbliche Veränderung der Eigenschaften des benutzten „Klones“, eine Aufspaltung der Individuallinie in mehrere erblich verschiedene Linien bei asexueller Vermehrung zu erzielen. Zu dem gleichen Ergebnis kamen auch mehrere seiner Schüler teils ebenfalls bei schalenbildenden Rhizopoden (Root 1918), teils bei Infusorien (Stocking 1915, Middleton 1915).

Die Methode ist bei all diesen Arbeiten im Prinzip die gleiche: es wurden bei vegetativer Vermehrung auftretende geringfügige Schwankungen irgend eines als vererbbar erkannten Merkmals längere Zeit hindurch einer entgegengesetzt gerichteten Selektion unterworfen, also z. B. immer die Individuen, die sich jeweils am schnellsten und am langsamsten teilten, oder deren Schale die meisten oder die wenigsten Stacheln aufwies, zur isolierten Weiterzucht verwandt. Nach einiger Zeit wurde dann geprüft, ob auch nach Aufhören einer Selektion konstante Unterschiede zwischen den in entgegengesetzter Richtung gezüchteten Zweigen derselben Individuallinie bestehen bleiben. Wie schon gesagt, kommen dabei Jennings wie seine Schüler zu einem positiven Resultate.

Auf die Einzelheiten der variationsstatistischen Untersuchungen einzugehen erübrigt sich für uns. Daß sie bei einem Forscher wie Jennings musterhaft durchgeführt sind, versteht sich von selbst. — Und dennoch können wir uns seiner Ansicht, daß eine Aufspaltung der Individuallinie, daß streng erbliche (im Sinne der modernen Vererbungslehre) Veränderungen bei seinen Selektionsversuchen erzielt worden

wären, nicht anschließen: Wir können dabei ganz davon absehen, daß die Kulturbedingungen für *Diffugia* bei weitem nicht so konstant gestaltet werden konnten, wie es die — auch noch keineswegs idealen! — üblichen Methoden etwa für *Paramecium* ermöglichen. Wir brauchten hier auch noch nicht darauf hinzuweisen, daß durch die besonderen Strukturverhältnisse der Thekamöben, das Vorhandensein eines meiner Ansicht nach zwar nicht mit den generativen Vorgängen, wohl aber gerade mit der Schalenbildung in engster Beziehung stehenden und bei der Vermehrung anscheinend keineswegs streng äqual verteilt werdenden „Chromidium“, ganz ungeklärte Bedingungen geboten sind: Für uns ist zunächst viel wichtiger, daß Jennings seine „Vererbungs“-experimente nicht dem Kriterium der Kopulation unterwerfen konnte, und daß er auch die Prüfung des Verhaltens der Veränderungen bei einfacher vegetativer Vermehrung viel zu kurze Zeit, so weit ich sehen kann nirgends auch nur durch zwanzig Teilungsschritte nach Aufhören der Selektion verfolgt hat. Was aber will das Erhaltenbleiben von Unterschieden durch 11 Teilungen für eine erbliche Abänderung besagen, nachdem wir uns davon überzeugen konnten, daß Veränderungen durch Dutzende, ja hunderte von Teilungen bestehen können und doch „nur“ Dauermodifikationen darstellen! Und gerade für die Jennings'schen *Diffugia*-umzüchtungen erscheint uns eine entsprechende Anschauung um so mehr gerechtfertigt, wenn wir von ihm selbst hören, daß schon während dieser wenigen 11 Teilungen ohne Selektion die durch vorangegangene langdauernde, entgegengesetzt gerichtete Züchtung hervorgetretenen Unterschiede sich wieder etwas verwischen!

Ganz ähnlich dürften die Verhältnisse bei den anderen Untersuchungen der Jennings'schen Schule liegen. So weit mir die Resultate bekannt sind, hat nur Middleton ein einziges Mal das Erhaltenbleiben seiner durch selektive Züchtung innerhalb einer Individuallinie bei asexueller Vermehrung erhaltenen Unterschiede auch nach einer Konjugation wiedergefunden — aber auch in diesem Falle sind die Kulturen nur noch ganz kurze Zeit nach der Konjugation verfolgt worden, so daß auch dieses Resultat in keinerlei Widerspruch mit den von uns mitgeteilten Beobachtungen an Dauermodifikationen steht.

In den bisherigen Ergebnissen von Jennings und seinen Schülern können wir somit keine Erschütterung der alten Lehre von der Konstanz der reinen Linie, von der Ohnmacht der Selektion innerhalb reiner Linien erblicken. Wir sehen darin vielmehr nur weitere Beweise für die große Bedeutung der Dauermodifikationen im Reiche der Protisten,



weitere Belege für die von uns erwiesene wichtige Rolle plasmatischer (oder anderer, keine „Erbanlagen“ darstellender) Elemente bei der Übertragung und dem langen Erhaltenbleiben so mancher Protistenveränderung. Endlich sehen wir aber in all diesen Beobachtungen auch einen weiteren Hinweis darauf, daß wir gerade auch bei den Protisten den Begriff der Erbanlage nicht zu eng fassen dürfen: Vererbt, im strengsten Sinne unserer neueren Auffassungen, wird nicht eine bestimmte Teilungsrate, sondern eine bestimmte Reaktionsnorm der Teilungsfaktoren, nicht eine bestimmte Anzahl von Stacheln oder Zähnechen, sondern ein Plasma mit Chromidium, das innerhalb recht weiter Grenzen Stacheln oder Zähnechen bilden kann. Ob und wie sich aber diese Potenzen realisieren, hängt von vielen und bisher noch wenig analysierten Außenfaktoren ab, die nicht nur einen momentanen, sondern auch einen lange nachwirkenden Einfluß ausüben können, direkt oder manchmal indirekt, wie vielleicht bei der Schalenbildung von *Diffugia*, durch eine Veränderung der mechanischen Verteilung spezieller Strukturelemente. —

Endlich finden durch die hier mitgeteilten Untersuchungen auch einige im Anschluß an die Ergebnisse von Jennings (1913) über das Verhalten der Exkonjuganten von *Paramecium* aufgeworfene Fragen (Jollos 1913a) wenigstens zum Teil eine Klärung. Jennings hatte gefunden, daß die Nachkommen der beiden Exkonjuganten eines Konjugationspaares in verschiedenster Hinsicht eine so große Übereinstimmung aufwiesen, daß sie sich nur durch die Wirkung der Konjugation erklären ließ; denn es zeigten weder zufällig herausgegriffene *Paramecien* der verwandten Kulturen, noch vor allem Nachkommen von „split-pairs“, d. h. der beiden Paarlinge bei einer Konjugation, die vor eingetretener Befruchtung gewaltsam getrennt worden waren, eine entsprechende Übereinstimmung. Dieses Ergebnis läßt sich nun ohne weiteres verstehen und mit unseren allgemeinen Vorstellungen von Vererbung und zytologischen Vorgängen vereinbaren, wenn die letzte Teilung der Mikronuclei bei der Konjugation, die in stationären und Wanderkern eine Äquationsteilung darstellt, „denn dann, aber auch nur dann wäre eine durch die Konjugation herbeigeführte Übereinstimmung der beiden Paarlinge erklärt“ — vorausgesetzt natürlich, daß die erbliche Übertragung an die Kerne geknüpft ist: „Nennen wir den stationären Kern des einen Konjuganten a, den Wanderkern aI, und entsprechend die Kerne des anderen b und bI, so wäre demgemäß  $a = aI$  und  $b = bI$ , nach vollzogener Befruchtung daher auch immer  $a + bI = b + aI$  (Jollos 1913a — auch im weiteren gebe ich die damalige Formulierung mit geringfügigen Änderungen wieder).

Soweit lägen die Verhältnisse recht einfach. Eine Schwierigkeit entsteht erst dadurch, daß nach anderweitigen Untersuchungen von Jennings sowie von mir selbst auch nach der Konjugation die Paarlinge resp. ihre Abkömmlinge zum mindesten gelegentlich verschiedene „erbliche“ Anlagen besitzen.

Um diese sich anscheinend widersprechenden Tatsachenkomplexe unter sich und mit den zytologischen Feststellungen zu vereinbaren, gibt es — abgesehen von der recht unwahrscheinlichen Annahme, daß die letzte Teilung der Mikronuclei nicht immer eine Äquationsteilung darstelle — wohl nur zwei Möglichkeiten:

1. Manche der geprüften „erblichen Anlagen“ — speziell auch die Teilungsrate — sind nicht (oder nicht nur) an die Übertragung der Kerne gebunden, sondern an das Plasma, bezw. auch an das Plasma. Es könnte also die letzte Kernteilung inäqual und die Übereinstimmung der Exkonjuganten von Jennings durch das Plasma bedingt sein (oder umgekehrt die letzte Kernteilung ist „äqual“ — eine auf Grund der bei Ziliaten vorliegenden zytologischen Erfahrungen wahrscheinlichere Annahme — und die gelegentlich beobachteten „dauernden“ Unterschiede von Exkonjuganten einer Paarung beruhen auf Verschiedenheiten des Plasma).

oder

2. Die gelegentlich beobachtete erbliche Verschiedenheit der Exkonjuganten beruht nicht auf verschiedener Verteilung der Erbanlagen, sondern auf ihrer nachträglichen Veränderung, also auf „Mutation“.

Die 1913 in Aussicht gestellte experimentelle Prüfung dieser Möglichkeiten liegt nunmehr wenigstens zum Teil vor: Durch die hier mitgeteilten Befunde ist jetzt dargetan, daß in der Tat manche anscheinend erblichen Anlagen und auch gerade die viel geprüfte Teilungsrate von plasmatischen Faktoren bedingt, bezw. mit bedingt sein kann.

Zur Erklärung der erwähnten sich widersprechenden Beobachtungen von Jennings und anderen würde also die erste Möglichkeit genügen, und unter allen Umständen muß sie bei allen derartigen Feststellungen berücksichtigt werden. Natürlich ist aber damit auch die zweite Möglichkeit, die Annahme von Mutationen im Anschluß an eine Konjugation, keineswegs ausgeschaltet. Es sei vielmehr schon jetzt darauf hingewiesen, daß manche Erfahrungen bei meinen Paramaecien gerade sehr für das Vorhandensein einer besonders „sensiblen Periode“ im unmittelbaren Anschluß an die Konjugation sprechen — Erfahrungen und Experimente, über die ich bald im einzelnen berichten zu können hoffe.

## Literatur.

- Calkins, G. N., 1902, The life cycle of *Paramecium caudatum*. Arch. f. Entw.-mech. Bd. 15.
- Correns, C., 1908, Vererbungsversuche mit blaß(gelb)grünen und buntblättrigen Sippen bei *Mirabilis Jalapa*, *Urtica Pilulifera* und *Lunaria Annuua*. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. Bd. 1.
- , 1909, Zur Kenntnis der Rolle von Kern und Plasma bei der Vererbung. Ebenda. Bd. 2.
- Jennings, H. S., 1908, Heredity, variation and evolution in Protozoa II. Heredity and variation in size and form in *Paramecium* with studies of growth, environmental action and selection. Proc. Americ. Philos. Soc. vol. 47.
- , 1913, The effect of conjugation in *Paramecium*. Journ. exper. Zoology. vol. 14.
- , 1916, Heredity, variation and the results of selection in the uniparental reproduction of *Diffugia Corona*. Genetics. vol. 1.
- Jollos, V., 1913, Experimentelle Untersuchungen an Infusorien. Biol. Centralbl. Bd. 33.
- , 1913a, Über die Bedeutung der Konjugation bei Infusorien. Arch. f. Protistenk. Bd. 30.
- , 1914, Variabilität und Vererbung bei Mikroorganismen. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. Bd. 12.
- , 1916, Die Fortpflanzung der Infusorien und die potentielle Unsterblichkeit der Einzelligen. Biol. Centralbl. Bd. 36.
- Middleton, A. B., 1915, Heritable variations and the result of selection in the fission rate of *Stylonychia pustulata*. Journ. exper. Zoology. vol. 19.
- Prowazek, S. v., (1916), Zur Morphologie und Biologie von *Colpidium colpoda*. Arch. f. Protistenk. Bd. 36.
- Root, F. M., 1918, Inheritance in the asexual reproduction of *Centropyxis aculeata*. Genetics. vol. 3.
- Stocking, R., 1915, Variations and inheritance of abnormalities occurring after conjugation in *Paramecium caudatum*. Journ. exper. Zoology. vol. 19.
- Woltereck, R., 1908, Über natürliche und künstliche Varietätenbildung bei Daphniden. Verh. Dtsch. Zool. Ges.
- , 1909, Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Unterschiede der Daphniden. Ebenda.
- Woodruff, L. L. and Rb. Erdmann, 1914, A normal periodic reorganisation process without cell fusion in *Paramecium*. Journ. exper. Zoology. vol. 17.



## Referate.

**Hofsten, Nils von.** *Ärftlighetslära.* Stockholm 1919. Norstedt och Söner. 506 S., 191 Textfig.

Mit dieser Arbeit liegt ein ganz modernes und umfassendes Lehrbuch der Erblchkeitslehre in schwedischer Sprache vor.

Nils von Hofsten ist nicht selbst experimentierender Genetiker, aber schon seine frühere wissenschaftliche Produktion entschleierte sein lebhaftes Interesse für das Problem der Artbildung. Bei seinen Vorlesungen an der Universität zu Uppsala hat er die Vererbungsforchung als Thema gewählt, und das Resultat ist das vorliegende Buch geworden.

Der Verfasser steht in allen wesentlichen Fragen auf dem Boden der exakten Mendelschen Forschungsrichtung, wie diese von Johannsen, Bateson und Baur vertreten wird. Die analytische Genetik wird sehr eingehend und sehr übersichtlich behandelt. Eine spezielle Abteilung ist der Vererbungszytologie und Geschlechtsbestimmung gewidmet worden. In diesem Zusammenhang werden auch die Morganschen Versuche und Theorien ausführlich diskutiert.

In einer dritten Abteilung gibt er eine Übersicht der verschiedenen Artbildungstheorien und der Stellungnahme der Genetiker zu dem Problem der Entstehung neuer Formen. In bezug auf die Frage von der Erblchkeit erworbener Eigenschaften stellt er sich, obgleich Zoolog, entschieden auf die Seite der Skeptiker. Die Zoologen sind ja sonst gerade in dieser Frage sehr konservativ, so daß man oft in ihrer Mendelschen Auffassung lamarckistische Rudimente findet. Nils von Hofstens Buch ist aber durchgehend sehr klar und konsequent auf der Genotypus-Phänotypus Distinktion aufgebaut.

Die beiden letzten Abteilungen des Buches behandeln angewandte Genetik in der Pflanzen- und Tierzüchtung und in der Rassenbiologie.

Heribert-Nilsson.

**White, O. E.** *Inheritance studies in Pisum I.* Am. Natur. 50. S. 530 bis 547.

**II. 1917.** *The present state of knowledge of heredity and variation in peas.* Proceed. Amer. Philos. Soc. 56, S. 487—588.

**III. 1918.** *The inheritance of height in Peas.* Mem. Torrey Bot. Club 17, S. 316—322.

**IV. Interrelations of the genetic factors in Pisum.** Journ. Agr. Research 11, S. 167—190. 30 Tab.

I. Während bei den meisten Erbsenrassen mit gelben Kotyledonen, wie aus den Kreuzungen von Mendel, Bateson, Correns u. a. bekannt, gelb

über grün dominiert, fand der Verf. in der Sorte Goldkönig eine rezessiv gelbe Rasse, die bei Kreuzung mit grün in 3 grün : 1 gelb, bei Kreuzung mit dominant gelb in 13 gelb : 3 grün aufspaltet. Die Spaltungen, einschließlich der bekannten Spaltung in 3 gelb : 1 grün, finden ihre Erklärung durch folgende Annahme:

1. Alle Erbsen besitzen die Anlage für gelbe Cotyledonen Y.
2. Tritt hierzu der Faktor G, der gegen Y epistatisch ist, so entstehen grüne Cotyledonen.
3. Der Faktor J bewirkt das Ausbleichen der grünen Farbe bei der Reife; es entstehen die dominant gelben Rassen JJ.
4. Bei der rezessiv gelben Rasse fehlt der Faktor G.

Demnach haben die drei Gruppen folgende Formeln.

Dominant gelb: YYGGJJ,

grün: YYGGii,

rezessiv gelb: YYggii.

Hieraus sind die oben mitgeteilten Zahlenverhältnisse leicht abzuleiten — gefunden wurden: 256 grün : 70 gelb, bzw. 457 gelb : 109 grün.

II. Die zweite Arbeit ist eine Zusammenstellung aller bisherigen genetischen Untersuchungen an Erbsen, unter Einbeziehung eigener neuer Resultate.

Nach einer Beschreibung von Material und Technik und einer kurzen historischen Übersicht, werden kapitelweise hintereinander die einzelnen Eigenschaften beschrieben, die in Frage kommenden Varietäten und ihre Bearbeiter genannt, alsdann die Resultate der ausgeführten Kreuzungen, fremder und eigener, ausführlich dargestellt. Darauf folgt jedesmal die Interpretation, Zurückführung auf bestimmte Faktoren, wobei der Verf. teilweise zu neuen Formulierungen kommt. Anhangsweise werden einige Mutationen (rogues) und Koppelungen besprochen, und diese nach der Morganschen crossing over-Theorie gedeutet; vergl. hierzu White IV.

Was den sachlichen Inhalt der umfangreichen Arbeit betrifft, so seien einige Punkte (abgesehen von den in Arbeit I, III und IV behandelten) herausgegriffen. Wer mit Erbsen erbanalytisch arbeiten will, wird sich im Original über den heutigen Stand der experimentellen Arbeit in Bezug auf jede einzelne Eigenschaft orientieren können.

Es werden fünf Farben der Samenschale und drei Zeichnungen unterschieden; die drei Zeichnungen können gleichzeitig sichtbar werden; die Farben verdecken einander. Ein Grundfaktor für Samenschalenfärbung Gc ist anzunehmen, der zweckmäßiger mit A, dem Faktor für rosa Blüten identisch zu setzen ist (vergl. IV). Während nun die Faktoren für die verschiedenen Farben und für Violettspunktierung nur mit Gc wirksam sind, treten die Faktoren für Marmorierung und Hilum auch mit gc, ersterer als „Gespenst“ (ghost) in Erscheinung.

Nach der Beschaffenheit der Cotyledonen sind zu unterscheiden:

1. runde glatte Samen mit geringem Absorptionsvermögen und einfachen, langen Stärkekörnern und runzlig-eckige Samen mit hoher Absorptionsfähigkeit und zusammengesetzten oder radial gespaltenen runden Stärkekörnern. Bei den runden glatten unterscheidet der Verf. noch zwei Gruppen: rund glatt i. e. S. und kantig eingedrückt (indent, von Tschermack als leicht-runzlig bezeichnet). Die beiden Hauptgruppen sind monofaktoriell bedingt (R und r) und vererben sich selbständig. Die Eigenschaft: eingedrückt, nicht eingedrückt beruht auf zwei Faktorenpaaren — davon der eine A =

Grundfaktor für rosa Blüten ( $L_1$  bei Tschermack), der zweite, der eigentliche „indent“ Faktor  $L_2$  ist. Kantig eingedrückte Samen kommen daher nur bei einem Teil der buntblühenden Sippen vor.

Monohybrid vererben Fasciation, Anzahl der Blüten pro Stiel, Blattfarbe, Rankenbildung mit R für runde Samen gekoppelt; Form des Hülsendes und Raupenform der Samen (d. h. Verwachsung der Samen untereinander in der Hülse).

Dyhybrid: Der Blattachselmakel, davon der eine Faktor = A für rosa Blüten; daher kommt der Makel nur bei buntblühenden Individuen vor, und zwar nicht bei allen, sondern nur, sofern sie den zweiten Faktor, D auch tragen. Blütenfarbe ist nach v. Tschermack bifaktoriell bedingt; nach White nicht einheitlich, sondern in manchen Sorten vielleicht monohybrid. Dihybrid ist auch die Vererbung der Bereifung und der pergamentartigen Hülse. Plurifaktoriell nach Relander wahrscheinlich die Blütezeit.

Eine Anzahl anderer Eigenschaften ist für eine Formulierung noch nicht genügend untersucht.

Was die Mutationen anbetrifft, so sind sie sehr selten beobachtet worden; nur Fruwirth und Bateson-Pellew berichten über solche und doch muß man annehmen, daß der Ursprung der verschiedenen Faktoren in Mutationen liegt, die dann durch Kreuzung die Mannigfaltigkeit der kultivierten Formen geben.

Über die Koppelungen siehe die IV. Arbeit.

Ein Literaturverzeichnis von 100 Nummern schließt die Arbeit.

III. Die Spaltung der Höhe bei Erbsen, die Mendel in seinen klassischen Versuchen als 3:1 gefunden hat, ist bei umfassenderen Untersuchungen auf einen komplizierteren Modus zurückzuführen. Die Höhe ist nämlich bedingt außer durch die Länge der Internodien, die bisher als unterscheidendes Merkmal galt, auch durch die Anzahl der Internodien. Somit werden folgende Faktoren unterschieden:

$Le$  für lange Internodien,

$\overline{Le}_1$  für sehr lange Internodien,

$le$  für kurze Internodien,

$\overline{T}$  für 20—40 Internodien [nicht wie bei Kceble und Pellew für dicken Stamm und Verlängerung der Internodien],

$T_1$  für 40—60 Internodien,

$T_2$  für 20—30 Internodien,

$t$  für 10—20 Internodien.

Die hohen Formen, alle mit langen Internodien, gliedern sich in drei Typen:

40—60 lange Internodien . . . . .  $LeT_1$

20—40 lange Internodien . . . . .  $\overline{Le}T$

21—30 sehr lange Internodien . . . . .  $\overline{Le}_1T_2$

Die Zwerge sind die rezessiven:

10—20 kurze Internodien . . . . .  $le\overline{t}$

Dazwischen stehen dann zwei Typen von Halbzwerge, solche, mit wenig, aber langen Internodien  $Le\overline{t}$ , die Mendel z. B. zu den hohen rechnet und solche mit mehr, aber kurzen Internodien  $leT$ , die Mendel zu den Zwergen gezählt haben muß. Da die Unterschiede zwischen den hohen Sorten auf der Länge und auf der Anzahl der Internodien beruhen, so ist



ein verschiedenartiger Ausfall von Kreuzungen mit Zwergen (die in beiden Faktoren rezessiv sind) verständlich. Im Gegensatz zu der vollständigen Dominanz, die Kappert (s. diese Ztschr. Nr. 22, S. 158) glaubt annehmen zu müssen, hat der Verf. gelegentlich deutlich unvollständige Dominanz der höheren Internodienzahl gefunden, so daß  $F_1$  intermediär ist.

IV. In der letzten Arbeit stellt der Verf. für 34 Erbsenvarietäten die Erbformeln bezüglich derjenigen Faktoren auf, die in den späteren Experimenten berücksichtigt sind. Bekannt sind etwa 35 Erbfaktoren, von denen vier mit A (Faktor für rosa Blüten) absolut gekoppelt sind, so daß es zweckmäßiger scheint, die fünf Eigenschaften auf den einen Faktor A zurückzuführen.

Es bedingt demnach A:

1. rosa Blüten,
2. mit D zusammen gefärbte Blattachsen und Stengel (C),
3. mit F und B violette Flecken auf den Samen (E) ohne B rötliche Flecken,
4. (Gc) gelblich grüne bis graubraune Samenschale, braunes Hilum,
5. ( $L_1$ ) mit  $L_2$  indent-Samen.

Diese fünf Faktoren durch A auszudrücken, gibt eine bedeutende Vereinfachung.

Für sieben Faktoren konnte — unter Berücksichtigung der früheren Literatur und eigener Experimente — unabhängige Vererbung nachgewiesen werden. Dies ist die Höchstzahl, die nach der Morganschen Theorie vorkommen darf, da für *Pisum*, soweit untersucht, sieben Chromosomen gezählt sind. Ferner wurden vier Gruppen gekoppelter Faktoren festgestellt. Die Chromosomen sind länger als die von *Drosophila*, so daß Überkreuzungen leichter vor sich gehen können.

Endlich beschreibt der Verfasser die modifizierende Wirkung der veränderten Außenbedingungen; die einzelnen Faktoren können auch aufeinander wirken, unter Umständen so stark, daß ein Phänotypus entsteht, der einem andern Genotypus anzugehören scheint. E. Schiemann.

**Schmidt, Johs. Undersøgelser over Humle (*Humulus Lupulus* E.) XI. Kan to Kloner adskilles ved Antallet of Løvbladenes Takker? (Können zwei Klone durch die Anzahl der Zacken der Laubblätter unterschieden werden?)**

Obwohl der untersuchte Charakter stark modifizierbar ist: derselbe Klon zeigt in verschiedenen Jahren und unter verschiedenen Kulturbedingungen im selben Jahre bedeutende Abweichungen in der Anzahl der Zacken, gibt es doch verschiedene Klone, deren Variation in dieser Beziehung so verschieden ist, daß sie zweifellos durch verschiedene Anlagen bedingt sein muß. Die Zahl der Versuchspflanzen ist eine sehr beträchtliche. Werden zwei solche Klone gekreuzt, so ist  $F_1$  intermediär, zeigt also das gewöhnliche Bild bei Vererbung quantitativer Eigenschaften.

Tage Ellinger.

**Herbst, K. Beiträge zur Entwicklungsphysiologie der Färbung und Zeichnung der Tiere. 1. Der Einfluß gelber, weißer und schwarzer Umgebung auf die Zeichnung von *Salamandra maculosa*. Abhandl. d. Heidelberger Akad. d. Wiss., Math.-naturwiss. Kl., 7. Abhandl., 1919.**

Vor einiger Zeit habe ich an dieser Stelle über die Kammererschen Alytes-Versuche berichtet und konnte dabei die von dem genannten Autor

gefolgerten Beweise für die sog. Vererbung erworbener Eigenschaften nicht als richtig anerkennen. In weiten Kreisen werden als solche Beweise vor allem auch die Ergebnisse Kammerers am Feuersalamander angesehen: es sollen nämlich Feuersalamander, auf gelbem Untergrund und bei Feuchtigkeit gehalten, in einigen Jahren extrem gelb, auf schwarzem Untergrund und bei Trockenheit gezüchtet, extrem schwarz werden; diese erworbenen Farbenkleider sollen sich auf die Nachkommen vererben, auch wenn diese auf neutralem oder gar entgegengesetzt wirksamem Boden gehalten werden. Weniger bekannt ist aber, daß diese Angaben schon Widerspruch gefunden haben. Der vorliegenden Arbeit entnehme ich folgende, tatsächlich „ganz erstaunliche“ Aussage Megušars (1913): „Vorgänge, von welchen uns Kammerer berichtet, konnte ich weder in seinen Versuchen noch in meinen eigenen feststellen, obwohl ich seine äußerst unexakt geführten Versuche durch nahezu zehn Jahre in Evidenz hielt, indem ich den Laboranten bei der Bedienung seiner Experimente kontrollierte und dieselben durch einige Jahre hindurch persönlich betreute.“

Aber bei der großen Bedeutung des in Rede stehenden Problems war es doch äußerst wünschenswert, daß die Versuche Kammerers einmal exakt nachgeprüft werden, und wir können dem Verf. dankbar sein, daß er dieses — veranlaßt durch Versuche zu andern Zwecken — ausgeführt hat, er prüfte zunächst einmal die Voraussetzung der Richtigkeit der Ergebnisse von Kammerer: Wenn sich das erworbene Farbenkleid des Feuersalamanders vererben soll, so muß es zunächst zutreffend sein, daß Feuersalamander wie oben angegeben auf gelbem Untergrund gelb und auf schwarzem schwarz werden.

Tatsächlich zeigte nun der Verf., daß während des Larvenlebens eine gelbe Umgebung derart einwirkt, daß die eben durch Verwandlung entstandenen Salamander in vielen Fällen deutlich gelber waren, als die, welche während ihres Larvenlebens sich in schwarzer Umgebung aufhielten, weiße Umgebung hat denselben Einfluß wie gelbe, verminderte Lichtintensität, besonders aber völlige Dunkelheit macht das Gelb der Färbung heller. Durch diese Ergebnisse werden die Angaben Kammerers aber nicht gestützt, weil dieser nur die Einwirkung der Umgebungsfarbe auf die schon verwandelten Salamander untersuchte.

Auf die schon verwandelten Salamander wirkt aber nach Verf. eine gelbe, weiße oder schwarze Umgebung nicht so ein wie auf die Larven; unter allen drei Bedingungen wird die Ausdehnung der gelben Flecke teils reduziert, teils wenn auch nur unbeträchtlich vergrößert und dementsprechend die Ausdehnung der schwarzen Stellen verändert. Insbesondere ein Weißwerden der gelben Flecke in weißer Umgebung, wie von Kammerer angegeben, war absolut nicht festzustellen. Im ganzen genommen bestanden die Farbenänderungen der verwandelten Salamander sowohl in gelber oder weißer wie in schwarzer Umgebung stets darin, daß das Gelb der Rückenmitte schwindet, auf den Körperseiten aber sich erhält und um ein geringes ausdehnt. Dadurch kommt an Stelle einer bei den jüngeren Tieren vorhandenen unregelmäßigen Fleckung — kennzeichnend für die *Variatio typica* — allmählich eine mehr regelmäßige zustande, wie bei der *Variatio taeniata*.

Mithin hatten die Versuchstiere durch die Beeinflussung während ihres Larvenlebens eine Änderung ihres angeborenen Farbenkleides erworben, indem sie in gelber oder weißer Umgebung ein Mehr, in schwarzer ein Weniger an Gelb bekamen. Im postlarvalen Leben ist eine Umgebungsfarbe wirkungslos; denn unter allen drei Bedingungen ändert sich die Färbung in gleicher

Weise und zwar ebenso wie in der Natur: Die unregelmäßige Fleckung wird allmählich in die für die bei Heidelberg vorkommende *Variatio taeniata* charakteristische regelmäßige umgewandelt. Da die Versuchstiere bei Beginn ihres postlarvalen Lebens infolge der vorausgegangenen Beeinflussung teils mehr teils weniger Gelb in ihrer Zeichnung aufwiesen, war dieser Unterschied noch eine Zeitlang zu erkennen, glich sich aber unabhängig von der Umgebungsfarbe immer mehr aus.

Herbst kommt also — in Übereinstimmung mit Megušar und Werner — zu dem Ergebnis, daß entgegen den Angaben Kammerers die Umgebungsfarbe auf das Farbenkleid der verwandelten Salamander ohne Einfluß ist.

Nun könnte man gegen Herbst zu gunsten Kammerers zwei Einwände erheben: Erstens hat Herbst nicht wie Kammerer schwarze Umgebung mit Trockenheit kombiniert, sondern alle Tiere bei hoher Feuchtigkeit gehalten, aber es hat wenigstens die Kombination von Gelb + Feuchtigkeit der Versuchsanordnung von Kammerer voll entsprochen, ohne daß dessen Angaben sich bestätigten. Zweitens hat der Verf. seine Gelbkulturen nur  $2\frac{1}{4}$  Jahre hindurch nach der Verwandlung fortgeführt und es wäre denkbar, daß bei längerer Einwirkung der Versuchsbedingungen schließlich die extreme Gelbfärbung der Salamander entsteht. Aber dieser Ausweg für Kammerer erscheint wenig aussichtsreich, weil in den Gelbkulturen während der  $2\frac{1}{4}$  Jahren die gelben Rückenflächen hauptsächlich an Umfang abnahmen, und weil in den länger —  $3\frac{1}{4}$  Jahren — beobachteten Schwarzkulturen die auffälligeren Zeichnungsänderungen nach den zwei ersten Jahren abgelaufen waren.

Daher liegen die Dinge jetzt so, daß auch die Salamandra-Versuche Kammerers, die so viel Aufsehen erregten, bis jetzt nicht als Beweise für die „Vererbung erworbener Eigenschaften“ betrachtet werden können.

Es erscheint auffallend, daß die Umgebungsfärbung so stark die Larven beeinflusst, die verwandelten Salamander aber gar nicht. Herbst hat hierfür im Anschluß an eine Hypothese Baláts eine befriedigende entwicklungsphysiologische Erklärung gegeben, welche jedoch hier ebensowenig wie manche andere Ergebnisse des Verf. besprochen werden kann. Schleip.

**Gassul, Dr. R. Eine durch Generationen prävalierende symmetrische Fingerkontraktur.** Deutsche medizinische Wochenschrift, Bd. 44, Nr. 43, 1918.

—, **Nachtrag zu meiner Mitteilung „Eine durch Generationen prävalierende symmetrische Fingerkontraktur“.** Deutsche medizinische Wochenschrift, Bd. 44, Nr. 52, 1918.

Verf. teilt den folgenden interessanten Stammbaum einer Familie mit, deren Mitglieder zum großen Teil eine bilateral symmetrische Kontraktur des 4. und 5. Fingers aufweisen:



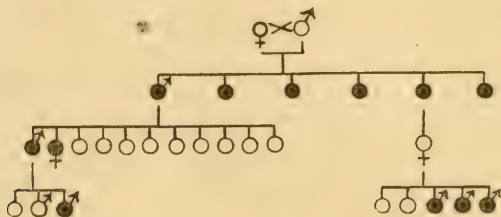


Die Kontraktur führt im ersten Interphalangealgelenk des 5. Fingers eine nahezu rechtwinklige Abknickung herbei; es besteht leichte Muskelatrophie (Photographie, Röntgenogramm). Ob das Leiden angeboren ist oder erst im Laufe des Lebens auftrat, wird nicht genau mitgeteilt; auch die formale Genese der Kontraktur ist nicht genügend erforscht. Der Fall stammt aus einem Dorf in Mecklenburg-Schwerin.

Siemens.

**Zweig, Dr. Ludwig.** Über einen Fall von *Epidermolysis bullosa hereditaria*. Archiv f. Dermatologie und Syphilis. Bd. CXX, Heft 1. [6 S.]

Bei der *Epidermolysis bullosa* handelt es sich um eine Neigung der Epidermis, sich auf längerdauernde mechanische Reize hin leicht vom Korium zu lösen. Beim Probanden wurde das Leiden anfangs für einen *Pemphigus chronicus*, dann für eine *Dermatitis herpetiformis Duhring* gehalten, doch wurde schließlich die Diagnose dadurch gesichert, daß es gelang, Blasen durch 5 Minuten langes Reiben künstlich zu erzeugen. Die Krankheit besteht bei allen Behafteten angeblich seit der Geburt. Sie macht sich am ganzen Körper bemerkbar, bald hier und bald dort, und tritt im Sommer häufiger und intensiver auf als im Winter. Die beigegefügte Deszendenztafel zeigt, daß es sich wahrscheinlich um ein dominant-mono hybrid mendelndes Merkmal handelt:



Siemens.

**Cushing, H.** Hereditary ankylosis of the proximal phalangeal joints (symphalangism). Genetics I, 1916.

Der Verfasser hat genealogische Studien in einer sehr großen Familie (452 Personen) vorgenommen, um den Vererbungsmodus einer Anomalie der Finger zu untersuchen. Die Anomalie (Symphalangism) zeigt sich in Verschmelzung des ersten und zweiten Fingergliedes, so daß die Finger bis zum letzten Glied steif werden. Die Anomalie kann mehr oder weniger ausgesprochen sein in der Weise, daß die ersten Finger Neigung haben normal zu sein. Verf. nimmt an, daß Symphalangismus einfach dominant ist.

Tage Ellinger.

# Studien an Cirripeden.

Von **Paul Krüger** (Zoolog. Institut, Bonn).

## Inhalt.

	Seite
A. Vorwort . . . . .	106
B. Allgemeiner Teil . . . . .	107
1. Systematische Übersicht . . . . .	108
2. Sexualverhältnisse der Cirripeden . . . . .	108
3. „complemental males“ . . . . .	109
a) Ibla . . . . .	110
b) Scalpellidae . . . . .	110
1. System der Scalpellidae . . . . .	111
2. Morphologie der Männchen . . . . .	111
4. Übersichtstabelle der Geschlechtsverteilung bei den Cirripeden . . . . .	114
5. Ähnliche Vorkommnisse bei Tieren; Nomenklatur . . . . .	113, 115
6. Problemstellungen . . . . .	116
a) Versuche von Correns mit Satureja und Bryonia, von Shull mit Lychnis . . . . .	116
b) Versuchsanordnung bei den Cirripeden . . . . .	117
c) Cytologische Untersuchungen und Probleme . . . . .	120
C. Spezieller Teil. — Untersuchungen an Scalpellum scalpellum . . . . .	122
1. Systematische und biologische Angaben . . . . .	122
a) Größenverhältnisse der Hermaphroditen . . . . .	122
b) Auftreten von Embryonen . . . . .	123
1. Abhängigkeit von der Größe . . . . .	123
2. Abhängigkeit von der Jahreszeit . . . . .	124
3. Auftreten und Lebensdauer der „complemental males“ . . . . .	124
4. Tabelle und Kurve . . . . .	125, 126
5. Morphologische Unterschiede der beiden Cyprispudden; Physiologie des Anheftens . . . . .	127, 128
6. Zahl der Männchen . . . . .	128
2. Oogenese . . . . .	130
a) Bau und Entwicklung des Ovars; Nährzellen; Eizahl . . . . .	130, 132
b) Oogonien . . . . .	133
c) Wachstumsphase . . . . .	134
d) Reifeteilungen und Kopulation der Geschlechtskerne . . . . .	138
e) Plasmaeinschlüsse: „Mitochondrien“, Fett . . . . .	140

	Seite
3. Spermatogenese des Hermaphroditen . . . . .	141
a) Bau und Entwicklung des Hodens . . . . .	141
b) Spermatogonien . . . . .	142
c) Wachstumsphase . . . . .	142
d) Reifeteilungen . . . . .	143
c) Entwicklung der Spermatozoen . . . . .	143
f) Abnorme Zellen und Spermien . . . . .	144
4. Spermatogenese des Männchens . . . . .	145
D. Theoretischer Teil . . . . .	145
1. Negativer Befund betr. Geschlechtschromosomen . . . . .	145
2. Cytologische Untersuchungen an Hermaphroditen . . . . .	145
3. Versuche, die Resultate mit den Ergebnissen bei andern Zwittern in Einklang zu bringen: phylogenetische Erklärung . . . . .	147
4. Erklärung für das Auftreten von Männchen . . . . .	147
a) Theorien von Gruvel und Smith . . . . .	147
b) Epigenetische Entwicklung der Männchen . . . . .	148
5. Phylogenie der Scalpellidae . . . . .	149

## A. Vorwort.

Die Anregung zu vorliegenden Untersuchungen erhielt ich Sommer 1911 während systematisch-faunistischer Arbeiten an Ostasiatischen Cirripeden. Die weiter unten genauer zu formulierenden Fragen sollten zuerst vor allem experimentell in Angriff genommen werden. Ein Aufenthalt im Herbst 1912 an der Zoologischen Station in Neapel führte wegen des ziemlich seltenen Vorkommens der Tiere (*Scalpellum scalpellum* L. [*Sc. vulgare* Leach]) zu keinem Ergebnis. Erheblich günstiger sind die Verhältnisse an der Schwedischen Westküste bei der Zoologischen Station Kristineberg. Hier kommt *Scalpellum scalpellum* schon in 10 bis 20 m Tiefe reichlich auf Hydroidpolypen vor. Die vier Wochen, die ich im Herbst 1913 an der Station verbrachte, benutzte ich zu Versuchen, vor allem über die Möglichkeit, die Tiere im Aquarium zu halten. Die festgehefteten Entwicklungsstadien bereiteten keine großen Schwierigkeiten, dagegen gelang es mir erst dann, die Nauplien längere Zeit am Leben zu erhalten, wenn ich die Glaszylinder, die an beiden Enden mit feiner Müllergase verschlossen waren, etwa 20 m tief ins Meer versenkte. Aus Zeitmangel mußte ich mich mit diesen Erfahrungen begnügen. Im Sommer 1914 traf ich dann die nötigen Vorbereitungen, um während der Herbstferien die geplanten Experimente nun endgültig anzustellen. Der Ausbruch des Krieges verhinderte die Inangriffnahme. Unglücklicherweise geriet ich schon nach einigen Wochen in französische Gefangenschaft, fand jedoch während der wenigen lichten



Stunden Muße (da sich ja eine Verwirklichung der ursprünglich ausgedachten Versuche in unabsehbare Zeit zu verschieben schien) zu planen, zunächst eine morphologische Grundlage für diese Fragen zu schaffen. Durch Vermittlung des Schweizer Roten Kreuzes konnte ich mit dem Leiter der Station Kristineberg, Herrn Dr. Oestergren, in Verbindung treten und erreichte, dank dessen lebenswürdigem Entgegenkommen, daß während eines ganzen Jahres in ziemlich regelmäßigen monatlichen Abständen Material nach meinen Angaben gesammelt, fixiert und aufbewahrt wurde. Nach 33monatiger Gefangenschaft und dreimonatiger Erholung in Davos konnte ich endlich während des Winters 1917/18 und Sommers 1918 (bis Anfang Juli) in der Zoologischen Anstalt der Universität Basel an die Bearbeitung des mir nun aus Schweden zugesandten Materials gehen. Weitergeführt, mit manchen Unterbrechungen, verursacht durch die Revolutionswirren, wurde die Arbeit im Winter 1918/19 im Zoologischen Institut der Landwirtschaftlichen Hochschule zu Berlin. Erst während der Frühjahrsmonate 1919, konnte ich, unter äußerlich ruhigen Verhältnissen, die Arbeit im Zoologischen Institut Bonn zum Abschluß bringen.

Es sei mir gestattet, auch an dieser Stelle Herrn Dr. Oestergren für das sorgfältig fixierte, reiche Material, das er mir trotz eigener größter Schwierigkeiten besorgte, und Herrn Prof. Dr. Zschokke, der infolge seiner unablässigen Bemühungen meine Befreiung ermöglichte, für den lebenswürdigst überlassenen Arbeitsplatz in seinem Institut und seine stete Hilfe bei der Überwindung aller möglichen Hindernisse meinen allerherzlichsten und tiefst empfundenen Dank auszusprechen. Ohne die Unterstützung beider Herren wäre die Arbeit nie zustande gekommen und für mich noch mehr kostbare Zeit verloren gegangen. Auch dem Schweizer Roten Kreuz, seiner Abteilung für kriegsgefangene Dozenten und Studenten sei hier nochmals gedankt.

## B. Allgemeiner Teil.

Ehe ich dazu übergehe, im einzelnen die Fragen darzulegen, die mich besonders interessiert haben, und deren Lösung ich wenigstens zum Teil versucht habe, will ich zusammenfassend berichten, was bis heute über die Sexualverhältnisse der Cirripeden bekannt ist. Es mag dies damit begründet sein, daß die bisherigen Befunde recht verstreut mitgeteilt sind, vielfach in nur den Spezialisten angehenden systematischen Abhandlungen. Innerhalb einer relativ kleinen Ordnung findet

sich eine große Mannigfaltigkeit der Formen mit weitest gehenden Differenzen zwischen den einzelnen Typen, die außerdem die interessantesten Lebensgewohnheiten zeigen. Ich darf hier wohl zunächst eine ganz kurze systematische Übersicht einschalten, d. h. insoweit ich im folgenden Untergruppen erwähne.

### Ordnung. Cirripedia:

1. Unterordnung. Palaeothoracica (nur fossil).
2.       "       Thoracica:
  1. Tribus. Pedunculata:
    1. Familie. Scalpellidae.
    2.       "       Iblidae.
    3.       "       Lepadidae.
  2. Tribus. Operculata. (Typus: Gattung Balanus.)
3. Unterordnung. Acrothoracica (in selbst gebohrten Löchern in den Schalen von Mollusken und Cirripeden).
4. Unterordnung. Ascothoracica:
  - a) (Gattungen: Synagoga. Laura. Petrarca.) (Kommensalen, ? Parasiten, im Coenosark von Anthozoen.)
  - b) (Gattung. Dendrogaster.) (Entoparasiten von Echinodermen.)
- ? 5. Unterordnung. Apoda. (Parasiten im Mantelraum von Heteralepas cornuta, Lepadidae.)
6. Unterordnung. Rhizocephala. (Parasiten an Decapoden und Isopoden.)
  - a) (Gattungen: Peltogaster. Lernaediscus. Sacculina.)
  - b) (       "       Sylon. Sesarmoxenos. Myzetomorpha. Duplorbis. Thompsonia.)

Diese verschiedenen Untergruppen zeigen eine Vielfältigkeit in der Verteilung der Geschlechter, wie sie anderweitig im Tierreich kaum zu finden sein dürfte. Der ursprüngliche einfache Hermaphroditismus, der im Zusammenhang mit der sessilen Lebensweise steht, und wie er zum allergrößten Teil noch bei den *C. Thoracica* vorhanden ist, hat verschiedentlichst Modifikationen erfahren. Leider sind wir über vieles recht mangelhaft unterrichtet.

Getrennten Geschlechts sind die Acrothoracica, und zwar sind die Männchen „Zwergmännchen“, die sich auf dem Weibchen festheften. Die Ascothoracica, die uns nur sehr unvollkommen bekannt sind, stellen wahrscheinlich Zwitter dar, mit Ausnahme von *Laura gerardiae* und den sieben Arten der Gattung *Dendrogaster*, bei denen die Männchen im Mantelraum des Weibchens parasitieren. Einige von diesen D-

Arten scheinen sich jedoch auch parthenogenetisch fortzupflanzen, wenigstens fand Knipowitsch bei seiner *D. astericola* keine Männchen, und Le Roi<sup>1)</sup> stellte fest, daß von zwei Exemplaren von *D. repertus* Le Roi das eine ein solches aufwies, das andere dagegen eines solchen ermangelte. Bei diesem Individuum waren schon eine Anzahl Eier in den Mantelraum entlassen. Er bemerkt dazu mit Recht: „Diese Annahme (einer parthenogenetischen Entwicklung) liegt umso näher, wenn man bedenkt, daß es bei der Lage der ♀ in der allseitig geschlossenen Leibeshöhle des Seesternes für das ♂ sehr schwierig sein muß (einstweilen überhaupt noch nicht verständlich, wenn man nicht annimmt, daß ein ♂ im Muttertier zurückbleibt und sich darin auswächst), daß ein ♂ überhaupt den Weg zum ♀ findet.“ Hermaphroditen mit Selbstbefruchtung wiederum sind unter den Rhizocephalen die Gattungen *Sacculina*, *Peltogaster*, *Lernaeodiscus*. Die Gattungen *Sylon*, *Sesarmoxenos*, *Myzetomorpha* und *Thompsonia* sind zur parthenogenetischen Fortpflanzung übergegangen. Man hat bei ihnen nur Weibchen gefunden, trotz sorgfältigster Nachforschung nie das Vorhandensein eines Hodens konstatieren können. Bei der Gattung *Thompsonia* hat neuerdings Potts eine sehr interessante Besonderheit beschrieben. Mit der Infektion durch eine *Sacculina* erlischt für die Krabbe die Fähigkeit sich zu häuten. Es ist das für den Parasiten eine Lebensnotwendigkeit, da er andernfalls schon abgeworfen werden würde, ehe er in die Lage gekommen ist, Eier zu produzieren. Anders bei *Thompsonia*. Diese bildet auf einem Wirtstier bis zu 200 Köpfe und mehr, die alle durch ein Wurzelsystem miteinander in Verbindung stehen. Außerdem sprossen von diesem eine Anzahl Ausläufer, die jedoch nur bis nahe an die Innenfläche der Cuticula gelangen. Häutet sich der Krebs, so werden zwar alle die äußeren Teile des Parasiten abgeworfen, an ihrer Stelle durchbrechen aber nun die bisher verborgenen Knospen die weiche Cuticula.

Verwickeltere Geschlechtsverhältnisse als die eben geschilderten finden sich bei einigen Gattungen der *C. Thoracica*. Außer einer hermaphroditischen Geschlechtsform treten bei diesen noch sogen. „complemental males“ (Darwin) auf. Ihr Vorkommen bei der Rhizocephalengattung *Duplorbis* ist nicht ganz sicher. Bei den an der Mantelöffnung

<sup>1)</sup> Ich entnehme diese Angaben aus hinterlassenen umfangreichen Untersuchungen über *Dendrogaster*-Arten des leider auf dem Felde der Ehre gefallenen Otto Le Roi, die vom Vater des Verstorbenen dem Zoologischen Institut Bonn zur Verfügung gestellt wurden, und deren Einsicht mir Professor Hesse liebenswürdigst gestattete.



von jungen Sacculina und Peltogaster in größerer Zahl (1—19) sich findenden Cyprislarven handelt es sich nach Smith um solche „of exactly the same nature as the Cypris larvae which develop into the adult hermaphrodites, but owing to the position which they have taken up they are arrested in development“. Sie gelangen also niemals dazu, als Geschlechtswesen zu funktionieren: „... that they never produce spermatozoa, that their cell-contents are doomed to degeneration, and never enter the mantle cavity of the Sacculina, and that the fertilization of the first batch of eggs is effected by the spermatozoa of the hermaphrodite itself, as in all succeeding broods“.

Erwähnen möchte ich, daß es sich in den nun zu beschreibenden Fällen um metamorphosierte Individuen und nicht um „auf dem Cyprisstadium stehen gebliebene Zwergmännchen“ (Giesbrecht, Crustacea. Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Bd. 2, S. 752), d. h. also um geschlechtsreif gewordene Larven handelt.

Von den *C. Thoracica* besitzen die Gattungen Smilium und Scalpellum und die Familie Iblidae solche Ersatzmännchen. — Die Familie Iblidae wird nur durch eine Gattung Ibla mit zwei nahe verwandten Arten<sup>1)</sup> vertreten. Der Hauptunterschied zwischen beiden Arten liegt, abgesehen von einigen äußeren morphologischen Merkmalen wie Farbe, Größe der vorderen Äste des ersten Cirrenpaares und der Analanhänge, in der verschiedenen Geschlechtigkeit. *I. cumingi* (und *I. sibogae*) ist getrennten Geschlechtes: die große Form ist rein weiblich, die Männchen sind „Zwergmännchen“; *I. quadrivalvis* ist hermaphroditisch und besitzt „Ersatzmännchen“. Wie auch die großen Formen unterscheiden sich beide Männchen nur geringfügig. Genauere vergleichende Nachuntersuchungen sind allerdings erwünscht. Vor allem wissen wir noch nichts über ihre Entwicklung und Metamorphose. Beide Männchen finden sich innerhalb der Mantelhöhle der großen Form etwas unter dem Schließmuskel.

Am eigenartigsten und noch vielfach ungeklärt liegen die Verhältnisse bei den Gattungen Smilium und Scalpellum, die unter den rezenten Cirripeden die formenreichste Gruppe darstellen, wenn auch nicht alle der annähernd 200 beschriebenen Arten (die oft nur nach einem Exemplar aufgestellt worden sind), bei der besonders in dieser Gruppe herrschenden Variabilität wirklich wohlunterschiedenen Formen entsprechen. Da es meistens Tiefseebewohner sind, haben sich unsere Kenntnisse

<sup>1)</sup> *I. sibogae* Hoek ist wohl nur eine Lokalvarietät von *I. cumingi* Darwin.

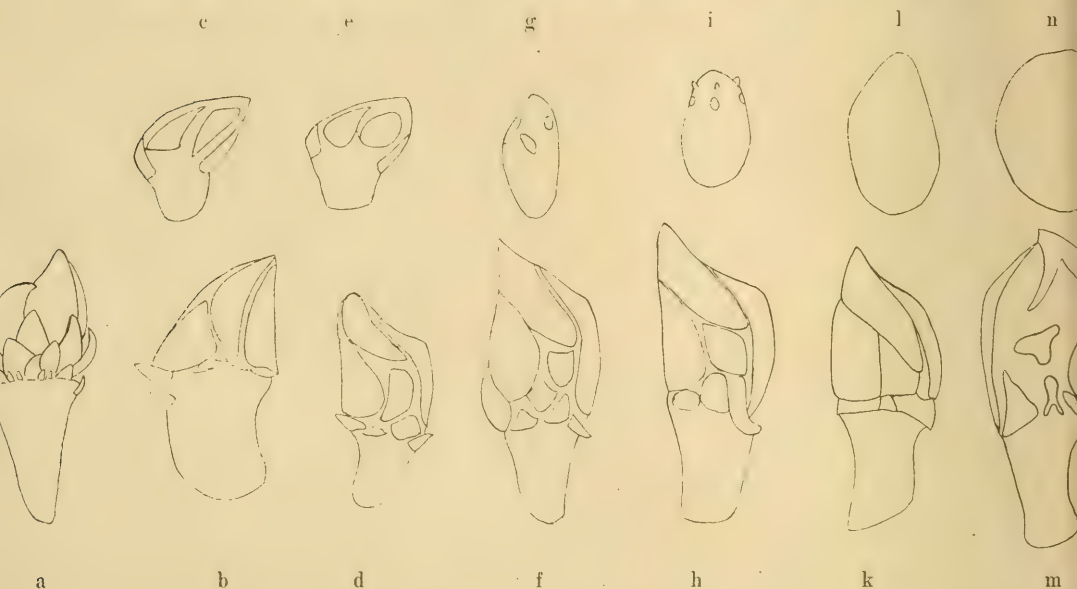
über sie erst seit dem Beginn des neuen Jahrhunderts beträchtlich erweitert, und sind die verwandtschaftlichen Beziehungen zueinander festgestellt. Wir verdanken Pilsbry die Kenntnis einer sehr interessanten Parallelreihe zwischen den großen Formen einerseits und den Männchen andererseits, die ohne Zweifel einer natürlichen Gruppierung entspricht: und zwar handelt es sich bei der Reihe der großen Formen um eine Weiterbildung (d. h. eine Reduktion der Zahl der Capitulumschilder, die anscheinend nach einem Typ mit 11 Platten tendiert) von Arten, die wir auf Grund morphologischer und paläontologischer Befunde als die ursprünglicheren ansehen müssen, zu höher entwickelten; bei der Reihe der Männchen um eine Rückbildung (d. h. eine größere Spezialisierung für ihre Geschlechtsfunktion) von Typen, die noch durchaus den großen Formen gleichen, zu solchen, die vollkommen degeneriert erscheinen. Auf Grund der Untersuchungen von Annandale, Hoek und Pilsbry kommt man zu folgender Klassifikation der Familie Scalpellidae:

1. Gattung. *Mitella*, Oken (*Pollicipes*, Darwin).
2. " *Smilium*, Gray:
  1. Untergattung. *Calantica*, Gray.
  2. " *Smilium* s. str., Gray.
  3. " *Euscalpellum*, Hoek.
3. Gattung. *Scalpellum*, Leach:
  1. Untergattung. *Scalpellum* s. str., Pilsbry.
  2. " *Arcoscalpellum*, Hoek.

Textfigur 1 möge eine Anschauung der äußeren morphologischen Zustände dieser beiden Reihe geben.

Auf die Morphologie der großen Formen weiter einzugehen, ist hier nicht von Interesse: dagegen werde ich etwas genauer die einzelnen Männchentypen schildern. Die Gattung *Mitella* kommt dabei nicht in Frage, da sämtliche Arten hermaphroditisch sind, Männchen nicht existieren. Erwähnt sei jedoch schon hier, daß diese Gattung unter den lebenden pedunculaten Cirripeden noch die ursprünglichsten Charaktere aufweist und zu den ältesten fossil bekannten gehört, und daß eben gerade diejenigen Männchentypen, die am meisten den großen Formen gleichen, zu solchen Gattungen gehören, die zu *Mitella* die nächsten verwandtschaftlichen Beziehungen aufweisen. Die Männchen der Untergattungen *Calantica* und *Smilium* zeigen viel Ähnlichkeiten miteinander. Sie besitzen ein Capitulum und einen wohl abgesetzten Stiel. Am Capitulum sind sechs Kalkplatten angelegt: zwei paarige, Scuta und

Terga und zwei unpaarige, Rostrum und Carina. Cirren, Mundteile und Darmkanal sind gut ausgebildet. Wesentlich reduzierter im Bau sind die Männchen der Untergattung *Euscalpellum*, deren Capitulum meist nicht deutlich vom Stiel abgesetzt ist, und dessen Schilder (3—6) nicht immer voll ausgebildet und verkalkt sind, auch zeigen die Mundteile gewisse Rückbildungen. Am weitesten degeneriert erscheinen schließlich die Männchen der Gattung *Scalpellum*. Es ist jegliche



Textfigur 1. Fig. a *Mitella elegans*. — b, c *Calantica villosa*. — d, e *Smilium peronii*. — f, g *Euscalpellum rostratum*. — h, i *Scalpellum scalpellum*. — k, l *Arco-scalpellum velutinum*. — m, n *A. (Mesoscalpellum) javanicum*. — Obere Reihe: Männchen (stark vergrößert); untere Reihe: große Formen. — Carina bei allen Figuren, mit Ausnahme der letzten rechts<sup>1)</sup>.

Ähnlichkeit mit den eben kurz geschilderten Männchentypen oder gar mit den großen Formen verloren gegangen. Capitulum oder Stiel sind nicht mehr zu unterscheiden. Ihre Gestalt ist meist oval, sackförmig. Am oberen Ende finden sich mitunter 2—4 winzige Plättchen, die Reste der Scuta und Terga. Vollkommen oder bis auf einige Borsten atrophiert sind die Cirren, in gleichem Maße auch die Mundteile und der

<sup>1)</sup> Die Figuren sind Pilsbry (1911), Fig. a Gruvel (1902), Fig. m, n Hoek (1907) entnommen.



Darmkanal, bis zum völligen Schwund. Um so mächtiger treten dafür die paarigen Hoden und der Penis in Erscheinung.

Während die bis 4 mm großen Männchen der Untergattungen *Calantica* und *Smilium* nur in wenigen Exemplaren an einem Individuum der großen Form auftreten, finden sich bei einigen Arten der Untergattung *Scalpellum* bis zu 100 und mehr von diesen degenerierten höchstens 1 mm großen Männchen, und zwar sind diese ganz in das Chitin der unteren Hälfte des Randes der Mantelöffnung eingesenkt.

Ich habe in diesen Darlegungen über die Geschlechtsverhältnisse innerhalb der Gattungen *Smilium* und *Scalpellum* bisher geflissentlichst nur von Männchen und „großen Formen“ gesprochen: denn die Geschlechtigkeit dieser letzteren kann, wenigstens bei der Gattung *Scalpellum* wiederum noch verschieden ausgebildet sein. Die großen Formen der Gattung *Smilium* sind Hermaphroditen, die Männchen also „complimental males“. In der Gattung *Scalpellum* finden sich jedoch neben hermaphroditischen Arten mit „complemental males“ solche, deren große Formen reine Weibchen sind, die dazu gehörigen Männchen also Zwergmännchen: ja es gibt auch Arten, deren große Formen sich entweder als Hermaphroditen oder als reine Weibchen erweisen, nebst Männchen. Diese interessanten Verhältnisse sind noch in keiner Weise geklärt. Unsere Kenntnisse beruhen nur auf zufälligen Funden, und erst systematische Untersuchungen können volle Sicherheit verschaffen. Ich gebe in folgender Tabelle (s. S. 114), die noch einmal übersichtlich die Geschlechtsverhältnisse bei den Cirripeden zeigen soll, ein Verzeichnis der Arten, bei denen Abweichungen des normalen Hermaphroditismus festgestellt worden sind.

Ähnlich mannigfaltige Verhältnisse sind anderweitig im Tierreich sehr selten. Das gelegentliche Auftreten von Zwittern bei sonst getrenntgeschlechtlichen Arten ist nicht hierher zu rechnen. Etwas ganz anderes ist es auch bei der Plecoptere *Perla marginata*, bei der das Männchen eine hermaphroditische Sexualanlage besitzt, in der jedoch die Eier nie zur Reife gelangen, sondern auf einem ganz unfertigen Stadium stehen bleiben, sowie die Spermien gebildet werden. Auch bei dem Auftreten von Hermaphroditen innerhalb der Gruppe der Mollusken, handelt es sich (natürlich mit Ausnahme der normalerweise hermaphroditischen) um eine nicht regelmäßige Erscheinung. Nach Hescheler „scheint es nicht ausgeschlossen, daß in manchen Fällen der zwitterige Zustand bis dahin einfach übersehen wurde, da er vermutlich nur kurze Zeit andauert und ihm ein eingeschlechtlicher vorausgeht oder auch

Tabelle I.

2. Unterordnung Thoracica.			
I. Tribus. Pedunculata.			
1. Familie. Scalpellidae.			
1. Gattung. Mitella.	+		
2. " Smilium.			
1. Untergattung. Calantica.	+		♂
2. " Smilium s. str.	+		♂
3. " Euscalpellum.	+		♂
3. Gattung. Scalpellum:	+		♂
Ausnahmen: calcaratum Aurivillius, carinatum Hoek, crinitum Hoek, darwinii Hoek, ecaudatum Calman, erosum Aurivillius, eximium Hoek, fissum Hoek, grönlandicum Aurivillius, gruvellii Annandale, hexagonum Hoek, hoekei Gruvel, juddi Calman, laccadivicum Annandale, lambda Annandale, molluccanum Hoek, novaezelandiae Hoek, nymphicola Hoek, (obesum Aurivillius), ornatum Gray, pacificum Pilsbry, parallelogramma Hoek, regulus Calman, (septentrionale Aurivillius), sessile Hoek, tritonis Hoek, valvulifer Annandale, velutinum Hoek, vitreum Hoek.			
regium Thompson, stearnsii Pilsbry (? Stroemii M. Sars).		♀	♂
4. Gattung. Lithotrya.	+	♀	♂
2. Familie. Iblidae.			
Gattung. Ibla:			
I. cumingi Darwin, (I. sibogae Hoek).		♀	♂
I. quadrivalvis Cuvier.	+		♂
3. Familie. Lepadidae.			
II. Tribus. Operculata.			
3. Unterordnung. Acrothoracica.			
4. " Acrothoracica.		♀	♂
Gattung. Synagoga Norman, Petrarca Fowler.	? ♀		
" Laura Lacaze-Duthiers, Dendrogaster Knipowitsch		♀	♂
25. Unterordnung. Apoda.	?	?	?
6. " Rhizocephala.			
Gattung. Sacculina Thompson, Peltogaster Rathke, Lernaediscus Müller usw.	+		
Gattung. Duplorbis Smith.	+		? ♂
Gattung. Sylon Kröyer, Sesarmoxenos Annandale, Myzetomorpha Potts, Thompsonia, Kossmann.		♀	

nachfolgt. So ist z. B. *Aemaea fragilis* zunächst männlich, dann hermaphroditisch, dann weiblich.“ Es wäre also nicht ein dauerndes Nebeneinander von verschiedenen Geschlechtsformen, sondern ein Nacheinander eines verschieden geschlechtlichen Zustandes ein und desselben Tieres. In dieser Beziehung wäre eine systematische Nachprüfung der Verhältnisse bei *Asterina gibbosa* und *Asterias glacialis* von Interesse. Nach Cuénot kommen bei *Asterina gibbosa* nebeneinander reine Männchen, reine Weibchen und Hermaphroditen mit befruchtungsfähigen Eiern und Spermien, dazu noch Individuen mit wechselnder Ausbildung der Zwitterigkeit vor. Dabei zeigt sich eine starke lokale Abhängigkeit. Ein gleiches scheint nach Buchner auch bei *Asterias glacialis* der Fall zu sein. Schließlich liegen auch den Verhältnissen bei den Nematoden nicht normale, mit großer Regelmäßigkeit eintretende Erscheinungen zugrunde, wie aus den Angaben Maupas' hervorgeht, wonach fast alle Männchen den Begattungsinstinkt eingebüßt haben oder vielmehr gar nicht besitzen. Auch das Auftreten von reinen Weibchen, neben Hermaphroditen und Männchen oder solchen, die nur in einer ihrer beiden Keimröhren außer Eiern auch Spermien erzeugen, und das geringe Prozentverhältnis beweist das Anormale dieses Geschlechtsverhältnisses. Aus dem Referat von R. Hertwig (1912) entnehme ich, daß bei Serranusarten neben Hermaphroditen auch Weibchen und Männchen vorkommen. Ich habe leider in der Literatur die Arbeit nicht finden können, auf der diese Angabe beruht. MacLeod sagt: „... tantôt l'hermaphroditisme est complet, comme chez les Serranus, tantôt il est incomplet, d'autrefois il est inconstant. On peut enfin le rencontrer comme état tératologique.“ Ferner geben Andersson und Ridewood an, daß bei *Cephalodiscus hodgsoni*, *C. nigrescens* und der Untergattung *Orthoceus* sowohl Hermaphroditen, mit einem Hoden und einem Ovar, wie Männchen mit zwei Hoden und Weibchen mit zwei Ovarien vorkommen. Nach Korschelt kommen bei *Ophryotrocha puerilis* Männchen, Weibchen und Hermaphroditen vor, von den letzteren zwei Formen, „solche von anscheinend weiblichem Charakter“ und „solche von anscheinend männlichem Charakter“.

Im Pflanzenreich hat man für die dort noch bedeutend vermehrten Fälle der verschiedenen Geschlechterverteilung eine Nomenklatur geschaffen, die wir auch auf unsere Objekte übertragen können. Außer Arten, deren Individuen andrözisch (♂) und gynözisch (♀), die also diözisch sind, und reinen Hermaphroditen (♂♀) hätten wir dann Gynomöcie (♀♀), Androdöcie (♂♂) und Triöcie (♂, ♀, ♀).



Damit komme ich zu dem eigentlichen Thema der Arbeit, zu den Problemen, die, im Hinblick auf die eben geschilderten Verhältnisse, bei den Cirripeden möglicherweise der Lösung näher gebracht werden könnten. Da es sich um allgemein bekannte Dinge handelt, kann ich mich in der Formulierung kurz fassen. Zwei Gruppen von Fragen kommen in Betracht: Geschieht die Übertragung des Geschlechts nach den Mendelschen Vererbungsregeln, und: welche besonderen Verhältnisse liegen bei Hermaphroditismus vor, insbesondere, wenn dieser mit anderen Geschlechtsformen in Verbindung steht? Zur Lösung hat man zwei Wege beschritten: das Experiment und die cytologische Untersuchung.

Betrachten wir zunächst die erste Frage, so lassen sich die darauf bezüglichen Experimente wieder in zwei Gruppen fassen: die eine, die mit Hilfe der „geschlechtsbegrenzten Vererbung“ zum Ziele führen soll, wird hier nicht berücksichtigt werden; die andere enthält Bastardierungsversuche zwischen getrennt-geschlechtlichen und hermaphroditischen Organismen. Vorläufig liegen uns nur solche mit Pflanzen vor, so daß es dringend erwünscht wäre, auch im Tierreich geeignete Objekte zu finden und die bisher erhaltenen und viel gedeuteten Ergebnisse nachzuprüfen. Die ersten Versuche dieser Art sind von Correns angestellt worden. Das Ergebnis der Versuche mit Gynodiözisten (*Satureja hortensis*) ist kurz folgendes: „die mehr oder weniger rein zwittrigen Exemplare sind imstande, mit eigenem Blütenstaub (dem desselben Exemplares oder dem eines anderen gleichen) Nachkommen hervorzubringen: die rein weiblichen können das natürlich nicht selbst, sondern nur mit dem Blütenstaub der mehr oder weniger rein zwittrigen. Die Nachkommenschaft besteht aber bei beiden ausnahmslos (oder fast so) aus ihresgleichen: die mehr oder weniger rein zwittrigen Pflanzen bringen also wieder (fast) nur mehr oder weniger rein zwittrige hervor, die rein weiblichen rein weibliche.“ „Über die Androdiozisten liegen noch keine abgeschlossenen Versuche vor: soviel ist aber schon sicher, daß die nahezu rein männlichen Stöcke bei Selbstbestäubung überwiegend ihresgleichen geben, und die überwiegend zwittrigen Stöcke, mit dem Pollen dieser mehr männlichen bestäubt, mehr nahezu männliche Nachkommen hervorbringen, als mit ihrem eigenen Pollen (Geum).“ Die Bastardierungsversuche mit gemischt- und getrennt-geschlechtlichen Pflanzen, mit *Bryonia alba* und *Br. dioica*, sind zu bekannt, als daß ich hier Versuchsanordnung und Ergebnis besonders anführen müßte. — Schließlich liegen noch Experimente von Shull an *Lychnis dioica* vor. Diesen

Versuchen möchte ich nicht so ausschlaggebende Bedeutung beimessen, da es sich doch um ein sehr sporadisches Vorkommen handelt (einmal unter 8000 Individuen 6 Hermaphroditen, ein andermal 8 unter 10320). Diesem nicht gewöhnlichen Auftreten von Zwittern entsprechen auch die schwer zu deutenden Zahlenverhältnisse der Nachkommen. Damit soll natürlich nicht gesagt sein, daß wir aus Versuchen mit derartigen anormalen Organismen nicht Schlüsse von allgemeinerer Bedeutung ziehen dürfen. Nur meine ich, sind Versuche mit normalen Individuen, wo wir doch erst am Anfang unserer Erkenntnis und Einsicht in das Vererbungsgeschehen stehen, von größerem Wert, liefern einwandfreiere Ergebnisse.

Ehe ich nun dazu übergehe, darzulegen, welche Versuche ich bei Cirripeden für möglich halte, will ich noch einem Einwand, den Correns gemacht hat, entgegenen. Er meint, im Gegensatz zu den Erklärungsversuchen von R. Hertwig und Schleip, daß sich das Zwittertum von *Angiostomum nigrovenosum* und der Mollusken nicht mit der Zwitterigkeit der Blütenpflanzen vergleichen lasse, da diese primär, jenes aber sekundären Ursprungs sei. Dagegen ist nichts einzuwenden, wenn auch zu bedenken ist, daß auch bei Tieren ein hermaphroditischer Zustand der ursprüngliche war. Wie die verschiedenen cytologischen Befunde bei tierischen Zwittern nach meiner Ansicht zu erklären sind, werde ich am Schluß der Untersuchung dartun. Immerhin glaube ich, daß man bei der sonstigen Gleichförmigkeit des organischen Geschehens doch gewisse Parallelen zwischen den Ergebnissen bei Blütenpflanzen und tierischen Hermaphroditen ziehen kann. Ferner möchte ich es aber als nicht für angängig erachten, das normale Zwittertum von Tieren mit dem „ausnahmsweisen“ zwitterigen Zustand von sonst getrenntgeschlechtlichen Blütenpflanzen als phylogenetisch gleichwertig zu betrachten, insbesondere nicht mit den Hermaphroditen bei *Lychnis dioica*, die nach Shull in zwei Arten zerfallen: „genetic“ und „somatic“ und die „reversible“ sind.

Die zweite am Eingang dieses Abschnittes angeführte Frage, die die besonderen Verhältnisse bei Hermaphroditen ins Auge faßt, wird nachher behandelt werden. Zunächst sollen die Versuchsanordnungen besprochen werden, die sich an die eben geschilderten Experimente mit Pflanzen anschließen.

1. Versuche mit gynodiöcischen Arten: rein gynodiöcische Arten liegen allerdings nicht vor, wohl aber triöcische, bei denen unter Ausschaltung der einen Geschlechtsform gleiche Verhältnisse geschaffen

werden können. Bis jetzt kennt man nur zwei Arten: *Scalpellum regium* Thompson und *Sc. stearnsii* Pilsbry, die beide aus hermaphroditischen, weiblichen und männlichen Individuen bestehen. Da, wie wir später sehen werden, die Männchen zur Fortpflanzung nicht notwendig sind, kann man ihre Tätigkeit ohne Schaden verhindern und nur mit den Hermaphroditen und Weibchen experimentieren. Man hätte also in dem einen Fall nur einen Hermaphroditen zu isolieren, um festzustellen, welche Geschlechtsformen und in welcher Zahl diese bei Selbstbefruchtung auftreten. Im andern Falle ist sein Einfluß bei der Befruchtung eines Weibchens zu beobachten. Nun kann man zwar äußerlich Hermaphrodit und Weibchen nicht unterscheiden, doch dürfte man bei einiger Übung das Geschlecht leicht dadurch konstatieren können, daß man dem Tier die Schalenöffnung etwas auseinander biegt und nachsieht, ob ein Penis vorhanden ist oder nicht. *Sc. stearnsii* wird bis 150 mm groß, bei einem Capitulum von 60 mm. Größere Schwierigkeiten für unsere mitteleuropäischen Verhältnisse bietet das Vorkommen dieser Art. Sie findet sich nur in Japanischen und Malaiischen Gewässern. Die Japanische Station bei Misaki dürfte am ersten Gelegenheit zu solchen Versuchen bieten. *Sc. Stearnsii* kommt dort in geringer Tiefe, bei 100 m recht häufig vor. Doflein erbeutete auf sieben Dredgezügen rund 160 Exemplare. Ende Oktober, November sind Embryonen vorhanden. *Sc. regium* scheidet als Bewohner der größten Meerestiefen (Westatlantic) aus.

2. Versuche mit androdiöcischen Arten: hier liegen die Verhältnisse wesentlich günstiger. *Scalpellum scalpellum* ist, wie schon im Vorwort erwähnt, leicht in größerer Menge bei der Schwedischen Zool. Station Kristineberg zu erhalten. Leider sind die Versuche nicht mit absoluter Sicherheit anzustellen, da man bei der Verborgenheit des Hodens und Penis eine Kastration des Hermaphroditen nicht vornehmen, und also nur bei ständig gleichbleibenden Resultaten darauf schließen kann, daß eine Befruchtung durch das Männchen erfolgt ist. Eindeutig ist natürlich das Resultat der Selbstbefruchtung des Hermaphroditen, oder, falls das physiologisch ausgeschlossen ist, der Überkreuzbefruchtung zweier Hermaphroditen. — Eine Kombination dieser beiden Versuche mit gynodiöcischen und androdiöcischen Arten ist vielleicht bei *Sc. stroemii* möglich, das gleichfalls ohne große Mühe an der norwegischen Küste bei Bergen zu beschaffen ist. *Sc. stroemii* ist wahrscheinlich eine triöcische Form, da die Arten, die Aurivillius als *obesum* und *septentrionale* beschrieben hat, und die keinen Penis besaßen, ziemlich sicher nur Varie-



täten der ersteren darstellen. Beide stammen gleichfalls aus der Nordsee und dem Skagerak.

3. Versuche mit getrennt- und gemischt-geschlechtlichen Arten: diese sind unstreitig vom größten Interesse. Die vollkommenste Übereinstimmung mit der Corrensschen Versuchsanordnung läßt sich mit den beiden Arten der Gattung *Ibla* verwirklichen. Zum Vergleich stelle ich beide in einer Tabelle gegenüber.

Tabelle II.

<i>Bryonia</i>				<i>Ibla</i>		
<i>dioica</i> ♀	×	<i>dioica</i> ♂	I.	<i>cumingi</i> ♀	×	<i>cumingi</i> ♂
" ♀	×	<i>alba</i> ♂	II.	" ♀	×	<i>quadrivalvis</i> ♀ (als ♂)
<i>alba</i> ♀	×	<i>dioica</i> ♂	III.	<i>quadrivalvis</i> ♀ (als ♀)	×	<i>cumingi</i> ♂
" ♀	×	<i>alba</i> ♂	IV.	"	×	<i>quadrivalvis</i> ♀ (als ♂)
....		....	V.	<i>cumingi</i> ♀	×	.... " .... ♂
....		....	VI.	<i>quadrivalvis</i> ♀ (als ♀)	×	" ♂

Die Zahl der möglichen Versuche ist also um zwei vermehrt, da hier noch eine weitere Geschlechtsform vorkommt:

*Bryonia dioica* ♀ und ♂ ..... *Ibla Cumingi* ♀ und ♂  
 " *alba* ♀ ..... " *quadrivalvis* ♀ und ♂.

Bei der nahen Verwandtschaft beider Arten ist mit einem Erfolg der Kreuzungen zu rechnen. Absolute Sicherheit ist aber wieder nur bei einem Teil der Experimente zu erreichen, da die Männchen durch ihren Aufenthalt innerhalb der Mantelhöhle des Weibchens bzw. Hermaphroditen jeglicher Kontrolle entzogen sind. Man kann nur bei ständig gleich bleibenden Ergebnissen darauf schließen, ob eine Befruchtung durch das Männchen stattgefunden hat (III. und VI.). Eindeutig bestimmt sind die Versuche I, II, IV und V. Durch Vergleich aller dieser Resultate dürfte man doch zu sicheren Schlußfolgerungen gelangen. Viel größer sind die Schwierigkeiten, die aus der geographischen Verbreitung dieser Tiere entstehen. Es sind Bewohner des tropischen indisch-malaiischen Ozeans. Am geeignetsten erscheint irgend ein Ort im Malaiischen Archipel (Java, Manila). Wie lange solche Experimente dauern, hängt natürlich größtenteils von der Wachstumsgeschwindigkeit der Embryonen und Larven ab. Nach Angaben von Annandale sind im Golf von Bengal *Lepas anserifera* und *Conchoderma virgatum* var. *hunteri* in 8—14 Tagen zur Geschlechtsreife herangewachsen.

Sollte es sich als tatsächlich herausstellen, daß *Scalpellum stroemii* eine triöcische Art ist, so wäre dadurch die Möglichkeit gegeben, unter bequemerem Bedingungen zu arbeiten. Für eine genaue Angabe der Zahlenverhältnisse der Nachkommen wäre diese Form noch insofern günstig, als bei ihr die Embryonen wahrscheinlich erst auf dem Cyprisstadium entlassen werden, der Aufzucht bis zur definitiven Geschlechtsform also nicht solch große Schwierigkeiten bereiten. Es würde sich bei *Sc. stroemii* natürlich nicht um die Kreuzung zweier verschieden geschlechtlich ausgebildeter Arten handeln, sondern um Wechselbefruchtungen dreier Geschlechtsformen ein und derselben Art. Es entspräche:

*Sc. stroemii* ♀ . . . . . *Bryonia alba*

„ ♂ und ♂ . . . . . „ *dioica*,

und die Versuchsanordnungen würden sich folgendermaßen darstellen:

Tabelle III.

<i>Bryonia</i>			<i>Sc. stroemii</i>	
<i>dioica</i> ♀	× <i>dioica</i> ♂	I.	♀	× ♂
„ ♀	× <i>alba</i> ♂	II.	♀	× ♀ (als ♂)
<i>alba</i> ♀	× <i>dioica</i> ♂	III.	♀ (als ♀)	× ♂
„ ♀	× <i>alba</i> ♂	IV.	♀ (als ♀)	× ♀ (als ♂)

Eindeutig bestimmt sind in diesem Fall Versuch I, II, und IV: III kann wiederum nur gefolgert werden.

Wie schon im Vorwort erwähnt, hatte ich von diesen verschiedenen Versuchen solche mit *Sc. scalpellum* begonnen. Durch die Ereignisse gezwungen, mußte ich mich vorläufig jedoch damit begnügen, wenigstens für einen Teil der Fragen nach einem morphologischen Korrelat zu suchen. Die Ergebnisse meiner Untersuchungen werde ich im speziellen Teil bringen.

Es ist bei obigen Experimenten natürlich von Wichtigkeit zu wissen, wann sich die ersten Unterschiede zeigen, die kund tun, ob aus einem Ei oder einer Larve ein Hermaphrodit, Weibchen oder Männchen hervorgeht. Es kann möglicherweise eine progame Geschlechtsbestimmung vorliegen, so daß sich schon an den Eiern unterscheiden läßt, welche Geschlechtsform aus ihnen sich entwickeln wird. Bei triöcischen Formen könnten diese quantitativ und qualitativ verschiedenen Eier sogar auf Weibchen und Hermaphrodit verteilt sein. Weiter: funktionieren die

Männchen überhaupt als solche, d. h. produzieren sie befruchtungsfähige Spermien? Vielleicht ist auch ein qualitativer Unterschied gegenüber den Spermien des Hermaphroditen vorhanden. Oder die beiden Hoden bringen ihre Geschlechtsprodukte zu verschiedenen Zeiten zur Reife. Oder es sind die Eier des Weibchens oder Hermaphroditen, die zu anderer Zeit als die männlichen Keimzellen zur Entwicklung gelangen. Es ist also eine genaue Kenntnis der verschiedenen Gametogenesen erforderlich: (z. B. bei *Sc. stroemii*: Oogenese des Hermaphroditen, Oogenese des Weibchens, Spermatogenese des Hermaphroditen, Spermatogenese des Männchens). Lassen sich die oben angegebenen Vererbungsversuche mit Erfolg durchführen, gelingt es vor allem, die F<sub>2</sub>-Generation zu erhalten, so sind diese cytomorphologischen Untersuchungen von um so größerem Wert, als bei Pflanzen, insbesondere auch bei den Bryonia-Bastarden (die in der ersten Generation steril sind) alle Bemühungen bisher ohne Erfolg geblieben sind.

Cytologische Untersuchungen an Hermaphroditen sind aber auch deshalb sehr erwünscht, als nur relativ wenige vorliegen, und die Verhältnisse noch in keiner Weise geklärt sind. Abgesehen von Arbeiten über Ei- und Samenbildung bei Hydra, den Syconen und Sagitta, hat man bis jetzt nur *Angiostomum nigrovenosum*, Turbellarien und Trematoden und Gastropoden berücksichtigt. Die Befunde sollen im theoretischen Teil besprochen werden. Welche Fragen sind es, die hierbei besonders in Betracht kommen? Zarnik, der bei Pteropoden den Chromosomenzyklus feststellte, formuliert sie folgendermaßen: „Durch welche Einrichtungen werden bei hermaphroditischen Organismen die das Geschlecht bestimmenden Qualitäten derart verteilt, daß sich aus der gleichen Anlage sowohl männliche wie auch weibliche Geschlechtszellen entwickeln können? fernerhin, inwieweit gilt auch für Hermaphroditen die bei einer Anzahl von anderen Formen festgestellte Bildung von zweierlei Spermatozoen? und wodurch kommt es in diesem Falle zustande, daß trotz qualitativer Verschiedenheit der Spermien das Resultat der Befruchtung immer das gleiche ist, ein zweigeschlechtliches Wesen?“ Bei dem oben geschilderten Nebeneinander von getrennt- und gemischtgeschlechtlichen Individuen liegen nun noch weitere Komplikationen vor. Wovon hängt es ab, daß aus einem Ei entweder ein Hermaphrodit oder ein Männchen hervorgeht, oder bei den triöcischen Arten, daß sowohl getrennt-geschlechtliche und hermaphroditische Formen sich entwickeln? Spielen bei dieser Verteilung der Geschlechter wie anderweitig auch Geschlechtschromosomen eine ausschlaggebende Rolle?



## Spezieller Teil.

### Untersuchungen an *Scalpellum scalpellum* L.

Das mir zur Verfügung stehende Material wurde während eines ganzen Jahres in ungefähr monatlichen Abständen gesammelt. Unter Berücksichtigung von drei Fängen aus dem Jahre 1914 beläuft sich die Gesamtzahl der Individuen im ganzen auf rund 650, die alle auf Größe, Geschlechtsreife, sowie Vorhandensein von Embryonen und Männchen untersucht wurden. Ich kann infolgedessen eine ganze Anzahl biologischer Tatsachen berichten.

Gruvel gibt als größte Masse an:

„Capitulum longueur 15 mm, largeur 9 mm.

Pédoncule longueur 9 mm, largeur 4 mm.“

Nach meinen Messungen, die alle mit dem Zirkel vorgenommen wurden, variieren Länge und Breite des Capitulum und Länge des Pedunkel sehr. Einige Zahlenangaben mögen das zeigen:

Tabelle IV.

Totallänge	Breite des Capitulum	% der Totallänge
30,0	7,0	23,3
42,5 größtes Individuum	11,0	25,9
42,0	12,0	28,6
39,0	14,0	35,9
19,5	8,0	41,0

Länge des Capitulum	Breite des Capitulum	Länge des Pedunkel	% der Totallänge
13,0	7,0	17,0	56,7
11,0	6,5	14,0	56,0
18,0	11,0	22,0	55,0
18,0	11,0	18,0	50,0
13,0	7,0	9,0	40,9
17,0	10,0	10,0	37,0

Für unsere Untersuchung sind jedoch andere Fragen von größerem Interesse. Reifen die verschiedenen Geschlechtsprodukte zu gleicher oder verschiedenen Zeiten heran? Ist eine Abhängigkeit von der Jahreszeit zu konstatieren? Und sind diese Geschlechtsreife, das Auftreten

von Embryonen und Männchen an eine bestimmte Größe des Hermaphroditen gebunden? — *Sc. scalpellum* ist protandrischer Hermaphrodit. Man findet reife Spermien schon bei Tieren von einer Gesamtlänge von 5,5 mm, eine Größe, bei der die Ovarien noch auf einem ganz jugendlichen Stadium stehen. Die kleinsten Individuen mit Embryonen in der Mantelhöhle maßen 12,5 mm und zwar besaßen sie teils Männchen, teils waren sie ohne solche. Das größte Exemplar, bei dem auch keine abgestorbenen Männchen zu entdecken waren, hatte eine Totallänge von 23 mm. Von 296 Hermaphroditen von einer Größe von 12,5 mm und darüber waren 125 ohne Männchen, von denen 40 Embryonen aufwiesen. Aus diesen Befunden geht hervor, daß die Männchen zur Fortpflanzung nicht unbedingt notwendig sind. Inwieweit dieses Fehlen von Männchen bei einer Anzahl von Hermaphroditen mit dem zeitlichen Auftreten von Embryonen zusammenhängt, werde ich gleich zeigen. Bei geschlechtsreifen Hermaphroditen findet man das ganze Jahr hindurch befruchtungsfähige Spermien, ebenso zu jeder Jahreszeit funktionstüchtige Männchen. Wenn auch das Material in nicht ganz gleichen Abständen gesammelt wurde und von den einzelnen Daten in recht verschiedener Menge vorliegt, so lassen sich doch eine ganze Anzahl Schlüsse über die Fortpflanzungsperiode ziehen. Ich will zuerst die Befunde anderer Autoren angeben: Darwin: bei Cornwall am 26. Oktober, bei Belfast im Januar; aus Groom entnehme ich für Neapel (Schmidtlein) Mai, ich selbst fand dort im August bis Anfang Oktober Embryonen; Hesse gibt für Brest Mai bis Oktober an. Bei Kristineberg finden sich die ersten Eier (mit Furchungsstadien) Anfang Mai, allerdings erst bei wenigen Individuen. Ende Juni enthält fast die Hälfte aller Exemplare Embryonen. Im August und September steigt das Verhältnis bis auf über 60%. Im Oktober scheint ein Abflauen einzutreten, um im November noch einmal bis auf 50% anzusteigen (das eine Exemplar, von 27 über 12,5 mm Größe, im Februar dürfte wohl einen Ausnahmefall darstellen). Diesem rhythmischen Verlauf der Produktion von Embryonen entspricht ein gleiches Auftreten von männlichen Cyprispudden, nur erscheint es zeitlich um etwa 6 Wochen verschoben. Diese Zeit ist wahrscheinlich für die Entwicklung vom Ei bis zur Cypris nötig. Nach Hesse brauchen die Nauplien von *Sc. scalpellum* vom Tage des Ausschlüpfens an gerechnet 15 Tage bis zur Cyprislarve und weitere 10—15 Tage bis zum Festheften. Gleichzeitig mit den ersten männlichen Cyprispudden findet man auch die ersten Puppen, aus denen Hermaphroditen hervorgehen sollen. Die Zahl der männlichen Puppen nimmt dann in einem ähn-

lichen Verhältnis wie die Embryonen ab, um dann wie bei diesen wieder anzuwachsen. Bei einer Entwicklungsdauer von sechs Wochen würde aus diesem Tiefstand in dem Auftreten von männlichen Cypris-puppen Ende September und Anfang Oktober zu schließen sein, daß im August vorwiegend Hermaphroditen entstehen. Ähnlich verhält es sich vielleicht bei der Brut Anfang November. Leider fehlt mir Material von Mitte und Ende November und Anfang Dezember. Zu dieser Zeit wären schon Cypris-puppen zu erwarten, da alle Eier von Anfang November schon Embryonen enthielten. Die Männchen, die sich Mitte Dezember auf den Hermaphroditen fanden, waren alle schon metamorphosiert. Die Männchen aus diesen letzten Bruten bleiben bis Ende Juni am Leben. Zu dieser Zeit zeigen die Hoden noch Zellteilungen, ist das Vas deferens mit reifen Spermatozoen gefüllt. Ihre Lebensdauer ist also nicht so beschränkt, wie man angenommen hat, (deshalb steigt auch die Kurve wieder gleichmäßig an und nimmt nicht entsprechend dem Abfall der Kurve der Cypris-puppen ab). Die Hermaphroditen scheinen sehr langsam heranzuwachsen; wahrscheinlich brauchen sie mehr als ein Jahr, um geschlechtsreif zu werden; wenigstens findet man zu jeder Jahreszeit kleine, nur wenige mm große Individuen. Die Zahl der während der Fortpflanzungsperiode produzierten Eischübe dürfte sich auf 6—7 belaufen.

Die eben geschilderten Verhältnisse habe ich noch einmal in einer Tabelle (s. S. 125) zusammengestellt und versucht, in Kurven anschaulicher zu machen.

Die Kurven (Textfigur 2) können natürlich nur annähernd den Verlauf geben, da viel zu wenig Fänge vorliegen. Recht deutlich drückt sich das Vorhandensein von Männchen aus: während der Vermehrungsperiode steigt das Prozentverhältnis von einem Tiefstand, Anfang August, ständig an bis auf über 80%, Anfang November, um auf dieser Höhe sich ungefähr gleichmäßig (89, 80, 85, 81) bis Ende Februar zu halten. Leider trocknete mir das Material von Ende März während meiner Abwesenheit aus, solches von Mitte März lag mir nicht vor.

Anfang April sind anscheinend schon eine ganze Anzahl von Männchen zugrunde gegangen. Ihre Zahl nimmt immer weiter ab, bis zur Zeit des Auftretens der ersten männlichen Cypris-puppen, d. h. zum Ausgangspunkt.

Äußerlich sind die Cypris-puppen der Männchen nicht von denen der Weibchen zu unterscheiden. Gestalt, Größe, Farbe sind bei beiden gleich.



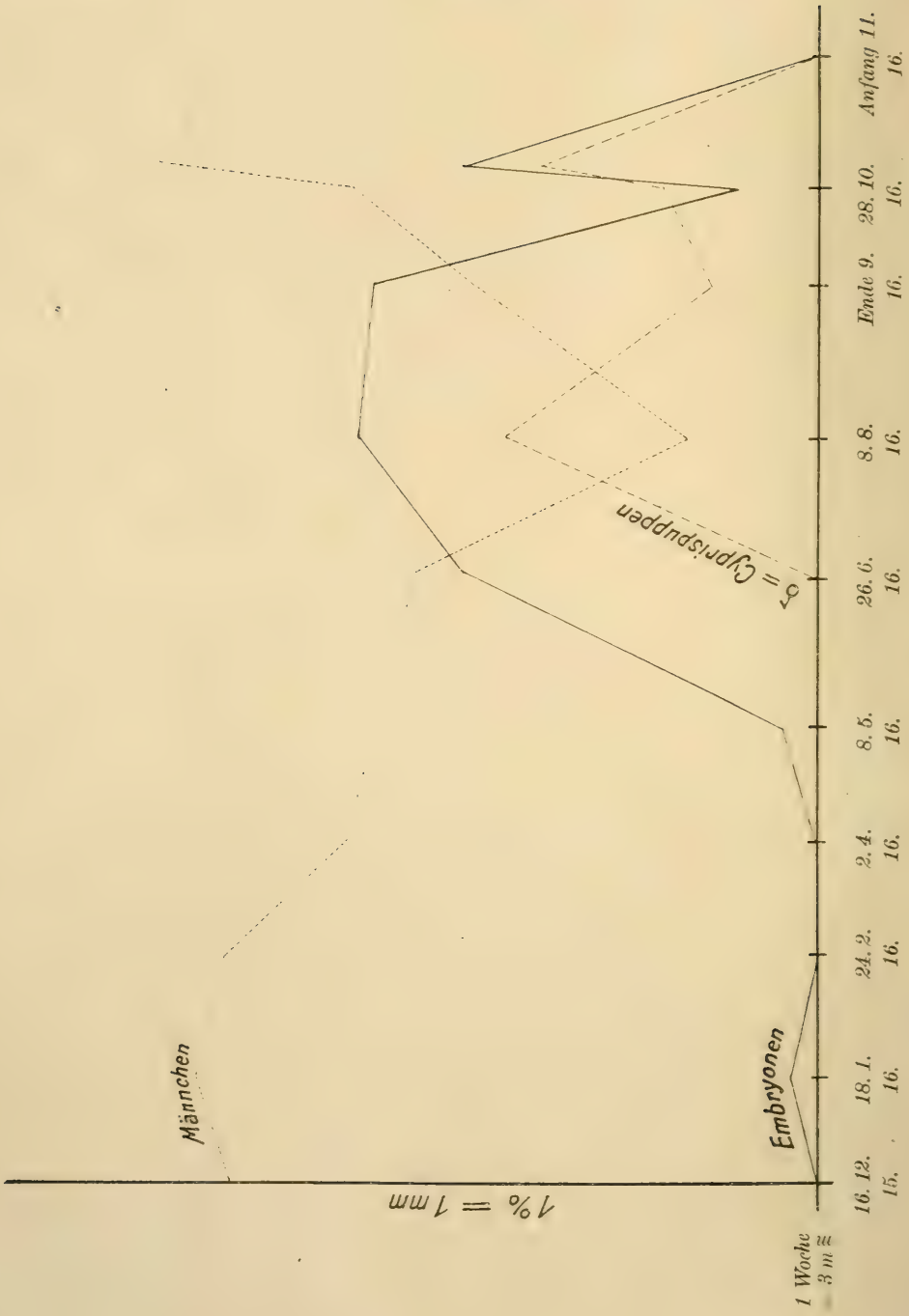
Tabelle V.

Datum	Größ- ter ♀	Klein- ster ♀ mit ♂	Mit Embryonen			mit ♂-Cypris- puppe kleinster	Ge- sam- zahl	Embryonen	%		♂-Cypris- puppen	%		Männchen	%
			mit ♂ kleinster	ohne ♂											
				größter	klein- ster										
16. 12. 15	42,0 <sup>1)</sup>	9,5					von 20:	0	0		0	0		16	80
	12,0	3,5													
18. 1. 16	36,0						„ 27:	1	3,7		0	0		23	85
	11,0														
24. 2. 16	42,5						„ 16:	0	0		0	0		13	81
	11,0														
27. 2. 14							„ ? <sup>2)</sup>	0	0		0	0		?	?
30. 3. 14							„ ?	0	0		0	0		?	?
2. 4. 16	40,5						„ 34:	0	0		0	0		22	64,7
	11,0														
8. 5. 14							„ 47:	2	4,3		0	0		?	?
26. 6. 16	38,0		12,5		12,5		„ 46:	22	47,8		0	0		25	54,3
	10,5		3,5		3,5										
8. 8. 16	37,0					11,5	„ 40:	25	62,5	17	42,5		7	17,5	
	9,0					3,5									
Ende 9. 16	37,5			23,0			„ 71:	43	60,6	11	14,4		33	46,5	
	11,0			6,0											
28. 10. 16	39,0						„ 19:	2	10,5	4	21,1		12	63,2	
	14,0														
Anfang 11. 16	34,0						„ 29:	14	48,3	11	37,9		26	89,7	
	8,5														

Textfigur 3 a stellt eine Cypris-*puppe* des Hermaphroditen dar, 3 b die eines Männchens. Die hermaphroditische Puppe saß wenige cm von dem Hermaphroditen, der die in Figur 3 b abgebildete männliche Cypris-*puppe* trug. Aus der Stellung der Augen, Nauplius-*auge* und larvale Komplex-*augen*, geht ihre Gleichaltrigkeit hervor. Merkwürdig ist die bei beiden vorhandene Pigmentierung, die sich halbkreisförmig um das obere Ende ausbreitet. Tabelle VI bringt einige Größenangaben, die die geringfügigen Unterschiede zwischen den beiden Cypris-*puppen* zeigen, die umso weniger in Betracht kommen, als selbst bei einem Geschlecht geringe Schwankungen vorkommen.

<sup>1)</sup> Stets Totallänge und größte Breite des Capitulum.

<sup>2)</sup> Nicht ausgezählt, beide Male sicher über 20 Exemplare.

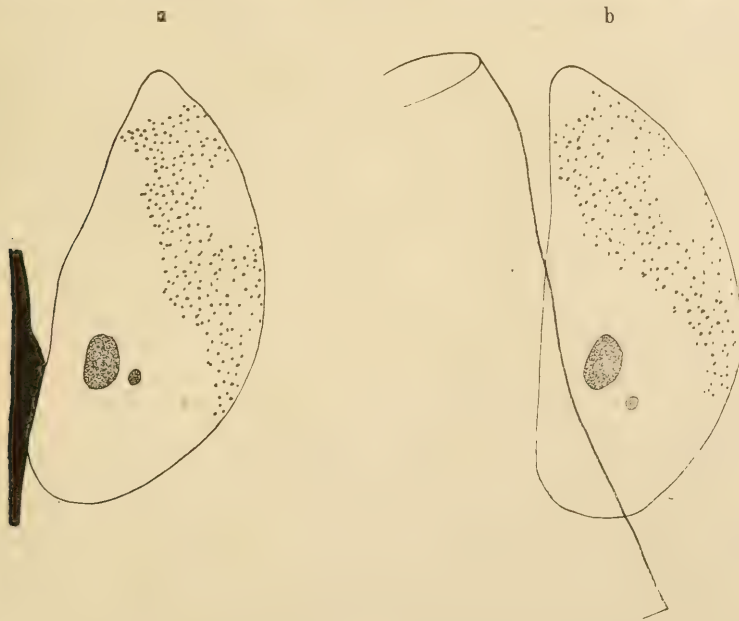


Textfigur 2.

Tabelle VI.

Cypris-puppe: ♀			Cypris-puppe: ♂		
Länge	Breite	Dicke	Länge	Breite	Dicke
0,76	0,36		0,80	0,34	
0,693	0,333	0,277	0,76	0,333	
0,667	0,293		0,72	0,35	
0,614		0,32			0,24

Verschiedenheiten im morphologischen Bau treten erst bei der Metamorphose auf, die natürlich schon innerlich vorbereitet sind. Über

Textfigur 3<sup>1)</sup>.

diese Veränderungen, vor allem die histolytischen Prozesse während der Umwandlung der männlichen Puppe zum geschlechtsreifen Tier werde ich an anderer Stelle berichten. Übrigens hat auch Berndt bei *Alcipe lampas*<sup>2)</sup>

<sup>1)</sup> Alle Textfiguren mit Zeiss-Zeichenapparat nach Abbe. Tubuslänge 160 mm. Zeichenblatt Objekttischhöhe.

Textfigur 3a, b: Zeiss Obj. c ohne Frontlinse Oc. 1.

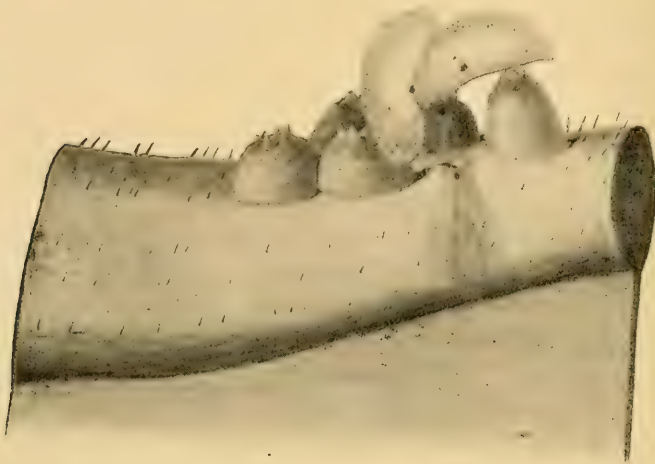
<sup>2)</sup> *Acrothoracica*.



keine Unterschiede zwischen Nauplius und Cyprisstadium des Weibchens und Männchens beobachten können.

Als größte Anzahl Männchen auf einem Hermaphroditen habe ich acht festgestellt. Textfigur 4 läßt ein altes vorjähriges ganz in Chitin eingesenktes, fünf, die gerade metamorphosiert sind und zwei Cypris-puppen erkennen.

Wie und wodurch dieses Einsinken der Männchen in das Chitin der Hermaphroditen geschieht, vermag ich nicht zu sagen. Darwin meint, was gut möglich ist, daß die Männchen mit Hilfe des Sekretes der



Textfigur 4. (Obj.  $a_3$ , Oc. 1.)

Zementdrüse das „Corium“ zerstören, und daß das unversehrte Chitin um das Männchen herumwächst. Ich möchte mehr an ein rein aktives Eindringen seitens der Männchen glauben. Das Sekret der Zementdrüse löst das Chitin auf, wie man aus Farbdifferenzen auf Schnitten schließen kann. Färbt man Schnitte durch das Chitin des Mantelrandes von Hermaphroditen, auf dem Männchen sitzen, mit Lichtgrün, so ist ein deutlicher Unterschied im färberischen Verhalten dieses Chitins zu bemerken. Während das ganze Chitin einen leuchtend grünen Ton annimmt, schlägt dieser in der Umgebung der Haftantennen der Männchen in ein schmutziges Gelb um.

Von der äußeren Morphologie der geschlechtsreifen Männchen will ich an der Hand der Textfigur 5 nur einiges bemerken.

Von den Kalkschildern, die beim Hermaphroditen das Capitulum bekleiden, sind nur noch vier ganz dünne Kalkschüppchen, die beiden Scuta



Textfigur 5. (Obj. c, Oc. 1.)

und Terga, vorhanden. Am oberen freien Ende befinden sich, wie auch bei jungen Hermaphroditen, vier kleine Fortsätze. Zwischen ihnen liegt die Öffnung, aus der der Penis hervorgestülpt wird. Die Länge des letzteren ist im Vergleich mit der Größe des Tieres ganz bedeutend. Während das in Textfigur 5 abgebildete Exemplar eine Länge von 0,613 mm und eine Breite von 0,44 mm besaß, maß der Penis ohne die Endborsten 0,48 mm. Die Figur, die durchscheinend gedacht ist, zeigt die Lage des Naupliusauges und des mächtig entwickelten Hodens.

### Oogenese.

Bei der cytologischen Untersuchung von *Sc. scalpellum* habe ich mich im wesentlichen auf die chromatische Substanz beschränkt. Die andern Kern-, Zell- und Organbestandteile sind nur gelegentlich zur Vervollständigung des Bildes herangezogen worden. Auch die eigentlichen chromosomalen Veränderungen werde ich ziemlich kurz beschreiben, da wesentlich Verschiedenes gegenüber Befunden bei anderen Tieren nicht vorliegt, wie es meines Erachtens meistens der Fall ist. Wenn es nicht ein ganz besonders günstiges Objekt ist, bei dem die strittigen Punkte wirklich einwandfrei bewiesen werden können, halte ich es für ziemlich überflüssig, stets immer wieder die gleichen Möglichkeiten lang und breit zu erwägen. Wenn man die vielen, rein chromosomalen Arbeiten überschaut (Arbeiten, die eine ganz bestimmte Frage im Auge haben, wie Digametrie des einen Geschlechts u. dgl., sind natürlich nicht gemeint), so kommt man doch zu dem Resultat, daß unsere Kenntnisse nicht so gefördert worden sind, wie die Fülle der Untersuchungen vermuten ließe. Das, was wirklich positiv gewonnen worden ist, braucht nun nicht mehr für jedes Objekt (wenn es eben nicht, wie schon erwähnt, besonders günstig ist) umständlich beschrieben zu werden. Da nun dies bei unserm Objekt nicht der Fall ist, werden Erörterungen über das Für und Wider der einzelnen Anschauungen und Theorien ganz unterbleiben. Auch in den Abbildungen werde ich mich auf einige, die den Verlauf und Zusammenhang deutlich erkennen lassen, beschränken. Da hier drei Gametogenesen beschrieben werden, sind, bei der Gleichartigkeit des Ablaufes, Bilder aus der einen zur Illustration der andern herangezogen worden und umgekehrt, und zwar dann, wenn sie bei der einen besonders deutlich waren oder sich besonders gut zur Reproduktion eigneten.

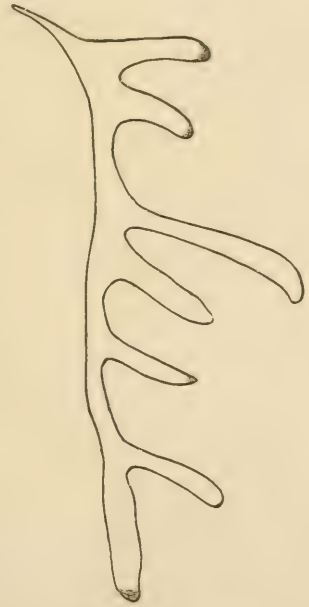
Es sollen zunächst einige Angaben über die Entwicklung und den Bau des Ovariums gemacht werden. Junge Hermaphroditen von etwa 2 mm zeigen die erste Anlage: ein doppelter Zellstrang zu beiden Seiten



des rostralen Blutsinus (Taf. 2, Fig. 1). Außer den spindelförmigen Bindegewebszellen des Pedunkels findet man neben einigen stark chromatinhaltigen Kernen rundliche Kerne: die Ursprungszellen der Eier. Zellgrenzen sind nicht deutlich zu unterscheiden. Durch Zellvermehrung wachsen diese Stränge in die Länge und Dicke und erhalten ein Lumen. Bald sprossen auch Seitenäste hervor, so daß jeder der beiden Zweige ein hirschgeweihähnliches Aussehen erhält.

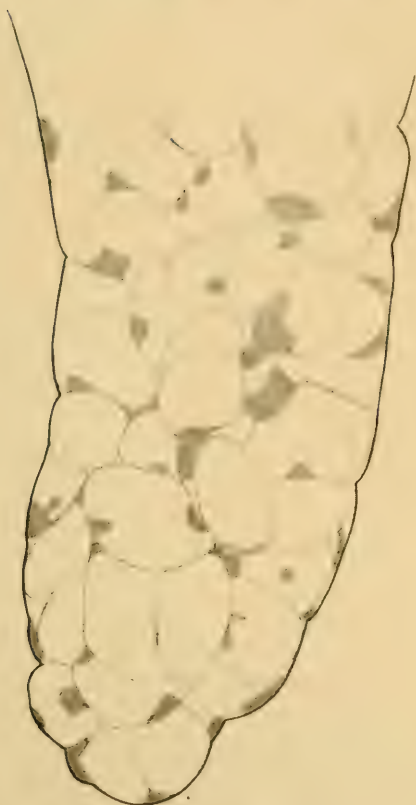
Dabei findet man ein merkwürdiges Gebilde. Jedem in das Bindegewebe des Pedunkels vordringenden Teil sitzt eine Art Kappe auf, die durchaus an die Wurzelhauben der Pflanzen erinnert, wahrscheinlich wohl auch demselben Zweck dient: das darunter liegende Gewebe zu schützen. Dicht unter der Kappe finden vor allem bei jungen Tieren (Taf. 2, Fig. 2 ist von einem 7 mm großen Individuum) sehr lebhaft Oogonienteilungen statt. Wie Fig. 2 u. Fig. 3, Taf. 2 zeigen, ist nur der Rand der Kappe mit Zellen besetzt, der Innenraum ist von bindegewebigen Massen erfüllt. Von den Kappenzellen befinden sich stets einige in Degeneration, wie Fig. 2 zeigt, auf der auch deutlich zu erkennen ist, wie das Bindegewebe des Pedunkels beiseite geschoben wird. Ähnliche Bildungen sind mir von anderen Tieren nicht bekannt. Von einem etwas älteren Ovar bringt Taf. 3, Fig. 4 einen Längsschnitt. Die ältesten Eier sind schon wesentlich herangewachsen. Zwischen ihnen liegen die nächst jüngeren Generationen mit weniger Dotter, und wandständig an mehreren Stellen die Vermehrungszonen: teils Oogonienteilungen, teils Stadien vor dem Bukett, teils Bukettstadien. Die Wand des Ovarialschlauches wird von kleinen, flachen Bindegewebszellen bekleidet. Einzelne Bindegewebszellen liegen in den Lücken zwischen den Eiern. Inzwischen geht auch die weitere Verzweigung der Ovarialschläuche vor sich, bis sie keinen Platz mehr haben und sich dicht verknäueln, so daß ein einheitliches Gebilde entsteht (Textfig. 7).

Die dunkelschattierten Teile der Figur sollen die Stellen der Vermehrungszonen angeben. Es sind aber nur die oberflächlich gelegenen gezeichnet. Taf. 3, Fig. 5 soll das Verhältnis der Eizellen zu den



Textfigur 6. (Obj. c, ohne Frontlinse. Oc. 1.)

Nährzellen zeigen. Gruvel hatte bei *Sc. velutinum* beschrieben, daß das wachsende Ei durch Phagocytose von anderen Zellen ernährt wird. Stewart scheint ähnliches bei *Sc. squamuliferum* gefunden zu haben, wenigstens schreibt er: „ . . . the nucleus as in the 16 mm



Textfigur 7. (Obj. a<sub>3</sub> Oc. 1.)

specimens, except that it often contains a second smaller chromatin mass; minute nuclei are found in the protoplasm of the cell identical with those of the epithelium of the tubes;“ und weist auch in diesem Zusammenhang auf die Beobachtung Gruvels hin. Ich habe derartig zu deutende Bilder nie beobachtet. Die Ernährung des heranwachsenden Eies findet bei *Sc. scalpellum* durch Stoffaufnahme mittels der Eioberfläche statt, in deren Umkreis sich fast immer eine Anzahl junger Ovarialzellen in Degeneration befinden. Die jungen Oocyten beginnen meistens auf dem Bukettstadium zu degenerieren. Das Chromatin verklumpt sehr schnell, die Kernmembran löst sich auf, die ganze Zelle wird glasig und färbt sich ganz oder teilweise stark mit Kernfarben. Oft findet man auch die heranwachsenden Eier in einer feinkörnigen Masse, dem Endprodukt dieses Zerfalles, liegen, die sich nun wieder plasmatisch färbt.

Die Zahl der Oocyten erster Ordnung, die in einem Ovar entstehen, ist sehr viel größer als wie die der wirklich produzierten reifen Eier. Bei einigen Exemplaren habe ich Zählungen vorgenommen:

Größe: 26 mm, Zahl der Embryonen: 582,

„	22	„	„	„	143,
„	21	„	„	„	221,
„	21	„	„	„	? 62,
„	20	„	„	„	145,
„	20	„	„	„	125,

Größe:	19,5 mm,	Zahl der Embryonen:	?	54,		
"	18,5	"	"	"	?	55,
"	18	"	"	"	"	110,
"	17	"	"	"	"	186,
"	16	"	"	"	"	122.

Selbst wenn in den mit einem ? versehenen Fällen durch irgend einen Umstand Eier verloren gegangen sein sollten, so geht doch soviel daraus hervor, daß Größe der Hermaphroditen und Zahl der Embryonen in keinem Verhältnis zueinander stehen und daß diese Zahlen jedenfalls sehr viel geringer sind als die der Ausgangszellen. Selbstverständlich können bei einem Hermaphroditen von 12 mm schon aus Raumangel in der Mantelhöhle nicht so viel Embryonen deponiert werden wie bei einem doppelt so großen Individuum<sup>1)</sup>.

Wie schon aus der Beschreibung der Entwicklung des Ovars zu ersehen war, geht die Vermehrung an vielen Stellen des Ovarialschlauches vor sich und da diese im Alter verschieden sind, hat man in einem Ovarium eine ganze Anzahl von Entwicklungsstadien. Die Serrierung wird jedoch wieder dadurch erschwert, daß die verschiedenen Altersgruppen nicht neben- oder hintereinander liegen, sondern wahllos durcheinander gestreut erscheinen. — Von den epithelialen Wandzellen sind die Urgeschlechtszellen daran leicht zu unterscheiden, daß erstere meistens zwei Nukleolen besitzen (Taf. 4, Fig. 13). Zellgrenzen sind während des ganzen Vermehrungsstadiums schwer nachzuweisen. Die Kerne der Urgeschlechtszellen enthalten einen großen runden Nukleolus. Bereitet sich ein solcher Kern zur Teilung vor, so werden erst feine Fäden sichtbar (Taf. 4, Fig. 14), an einzelnen Stellen treten sich stärker färbende Körnchen auf. Auf einem etwas späteren Stadium sind mehrere größere Chromatinklumpen zu sehen. Der Nukleolus behält seine glatte, runde Gestalt bei (Taf. 4, Fig. 15). Die Chromatinfäden werden deutlicher, schließlich kann man deren 32 feststellen (Taf. 4, Fig. 16). Diese Fäden werden immer mehr kompakt und nehmen die Gestalt von kurzen, leicht gekrümmten Walzen an. Dabei verschwindet der Nukleolus (Taf. 4, Fig. 17). Die Äquatorialplatten lassen mit absoluter Sicherheit 32 Elemente erkennen. Man bemerkt auch Größen-

<sup>1)</sup> Interessant ist ein Vergleich mit der Zahl der Embryonen bei ungefähr gleich großen *Lepas anatifera*. Burmeister schätzt sie auf 4000. Bei *Scalpellum* große (lang 0,5 mm, breit 0,34 mm), dotterreiche Eier mit discoidaler Furchung (wie ich demnächst in einer Mitteilung beschreiben werde), hier kleine (lang 0,166 mm, breit 0,113 mm; nach Groom) mit totaler Furchung.



unterschiede, doch ist es schwer, bestimmte Größenkategorien herauszusuchen. Zwei (in der Figur links) scheinen besonders klein zu sein. Unsicher bleibt es auch, ob eine paarweise Anordnung vorhanden ist. Von Epithelmitosen (Taf. 6, Fig. 68) lassen sich die Oogonienteilungen leicht unterscheiden. Die ersteren besitzen einen größeren Plasmakörper, ihre Elemente sind nicht so dicht gedrängt. Auch bei diesen lassen sich ähnliche Größenverschiedenheiten konstatieren. Nach der Teilung kehren die Kerne zum „Ruhestadium“ zurück. Auch diese Zellen (Oocyten erster Ordnung) bilden noch einen Kernhaufen. Zellgrenzen sind nicht nachweisbar. Solche Syncytien sind in Fig. 4, Taf. 3 rechts unten und Mitte links abgebildet. Zellgrenzen werden erst sichtbar, wenn der Kern sich anschiebt, die Chromosomen auszubilden, wenn die Zelle zu wachsen anfängt. Außer dem Nukleolus zeigen sich neben größeren und kleineren Chromatinbrocken feine Fäden (Taf. 4, Fig. 20), deren Zahl immer mehr zunimmt. Schließlich erfüllen diese den ganzen Kernraum. Dieses Gewirr auch nur einigermaßen naturgetreu abzubilden, ist kaum möglich. Ebenso wenig läßt sich die Zahl der Fäden (oder ob es ein Faden ist) feststellen. Mehr als 16 Bogen oder Schleifen sind es sicher. Als nächstfolgendes Stadium habe ich erst das typische pachytäne Bukett (Taf. 4, Fig. 21) auffinden können. 16 dicke, verschieden große Bänder durchziehen den Kern. An stark differenzierten Schnitten kann man auch einen feinen Längsspalt erkennen. Auf diesem Stadium beginnt das Zellwachstum deutlich zu werden. Damit tritt dann auch die Auflockerung der Chromosomen ein (Taf. 4, Fig. 22). Der Nukleolus, der während des leptotänen und pachytänen Knäuels stets vorhanden ist, färbt sich intensiv, nimmt oft unregelmäßige Gestalt an (Taf. 4, Fig. 23). Die Chromosomen zeigen Verdickungen, strecken sich, verlieren die Anziehung für Chromatinfarben. Nur noch einige Stellen erscheinen chromatisch, die Hauptmasse bleibt farblos. Schließlich wird auch das immer undeutlicher (Taf. 4, Fig. 24—26), bis endlich der ganze Kernraum nur noch ganz schwach plasmatisch gefärbte Wolken enthält. *Sc. scalpellum* gehört also mit den „Patellen (Jörgensen), Paludina (Popoff), Fasciola (Schellenberg), Zoogonus (Goldschmidt, Wassermann), Brachycoelium (v. Kemnitz), Gryllus (Buchner) und anderen“ in die dritte der von Buchner aufgestellten Gruppen.

Ein umso intensiver färberisches Verhalten zeigt der Nukleolus. Er nimmt bedeutend an Größe zu. Besonders an seiner Oberfläche bilden sich stark gefärbte Auswüchse, als wenn Stoffe in den Kernraum

abströmten (Taf. 4, Fig. 25). Sein Inhalt nimmt Plasmafarben an. Vielfach findet man auch Bilder wie Taf. 4, Fig. 26 zeigt. Im Zentrum liegt eine Kugel, angefüllt mit Vakuolen, darum konzentrisch ein Raum ganz voll von Flüssigkeit (?) und nach außen zum Kernraum wieder eine konzentrische Schale, die gleichfalls vakuolisiert ist und Fortsätze zeigt, die sich teils nur wenig, teils sehr stark chromatisch färben. Es deutet dies sicher auf regste Tätigkeit hin. Unterdessen wächst das Ei gewaltig heran. Nun löst sich auch die Kernmembran auf. Der Nukleolus ist nur noch so groß wie die innerste Kugel auf dem vorigen Stadium (Taf. 3, Fig. 27). Der äußere Ring ist vielleicht abgestoßen worden. Bei geeigneter Färbung (besonders mit Haematoxylin) lassen sich jetzt auch wieder chromatische Elemente erkennen: feinste Fäden, die in dem weiten Raum zerstreut liegen. Vielfach sind es nur schattenhafte Umrisse, an anderer Stelle strepsinema (?)-ähnliche Figuren: dünne Fäden, die eine Körnelung zeigen oder umeinander gewickelt erscheinen (Taf. 3, Fig. 27). Bei dem geringen Tinktionsvermögen ist es nicht sicher zu entscheiden. Eine bestimmte Beziehung der Chromosomen zum Nukleolus läßt sich nicht feststellen. Die Eier sind jetzt nahezu herangewachsen und es tritt ein Stadium auf, bei dem jeder Einblick in das chromosomale Geschehen verborgen bleibt. Man kann die verschiedensten Färbungen anwenden: Delafield, Heidenhain, Safranin usw., stets ist der ganze Raum tingiert. Bei Heidenhain-Färbung bleibt alles gleichmäßig schwarz trotz stärkster Differenzierung, bei solcher mit Safranin und Haematoxylin nach Delafield kann man ganz schwach an den Rändern des Raumes Stellen erkennen, die sich wenig stärker färben, so daß man irgendwelche strukturierten Elemente vermuten kann (Taf. 2, Fig. 11). Deutlich ist nur der Nukleolus. Erst wenn die Eier ihre endgültige Größe erreicht haben, kann man wieder hinter dieses Dunkel blicken. Der Nukleolus beginnt dann sich aufzulösen. Er zerfällt in eine große Zahl von Brocken, die selbst wieder ganz fein zerstäuben. Gut darstellen läßt sich dieser Vorgang nur mit Heidenhain-Färbung. Leider bleiben auch dann die Chromosomen ununterscheidbar von den Nukleolenbrocken. Hin und wieder kann man eins an seiner Einkerbung erkennen (Taf. 3, Fig. 28b). Es sind wahre Wolken von feinsten Stäubchen, die den Raum erfüllen. Taf. 3, Fig. 28a—c stellt drei aufeinanderfolgende Schnitte von einem solchen Kern dar. Zwei solcher flachen Abschnitte (vor a und nach c) sind nicht abgebildet. Auch sie enthielten noch Reste des Nukleolus. Bis zu diesem Stadium ist der Kern zentral im Ei gelegen. Nun wandert er an die Eioberfläche

Es muß dies sehr schnell von statten gehen, wenigstens sind mir nur Ausgangs- und Endstadien zu Gesicht gekommen. Wie stark das Ei während des Wachstums an Größe zugenommen hat, mag Textfigur 8 zeigen, die Querschnitte durch Eier auf verschiedenen Stadien enthält. Alle sind bei derselben Vergrößerung (Obj. c, Oc. 1) gezeichnet. Die gleichen Zellen bzw. Kerne sind zur Darlegung anderer Verhältnisse stärker vergrößert auf den Tafeln wiedergegeben (a: 3, 8; b: 3, 9; c: 2, 10; d: 2, 12; e: 3, 28; f: 3, 29). Bei der Wanderung von der

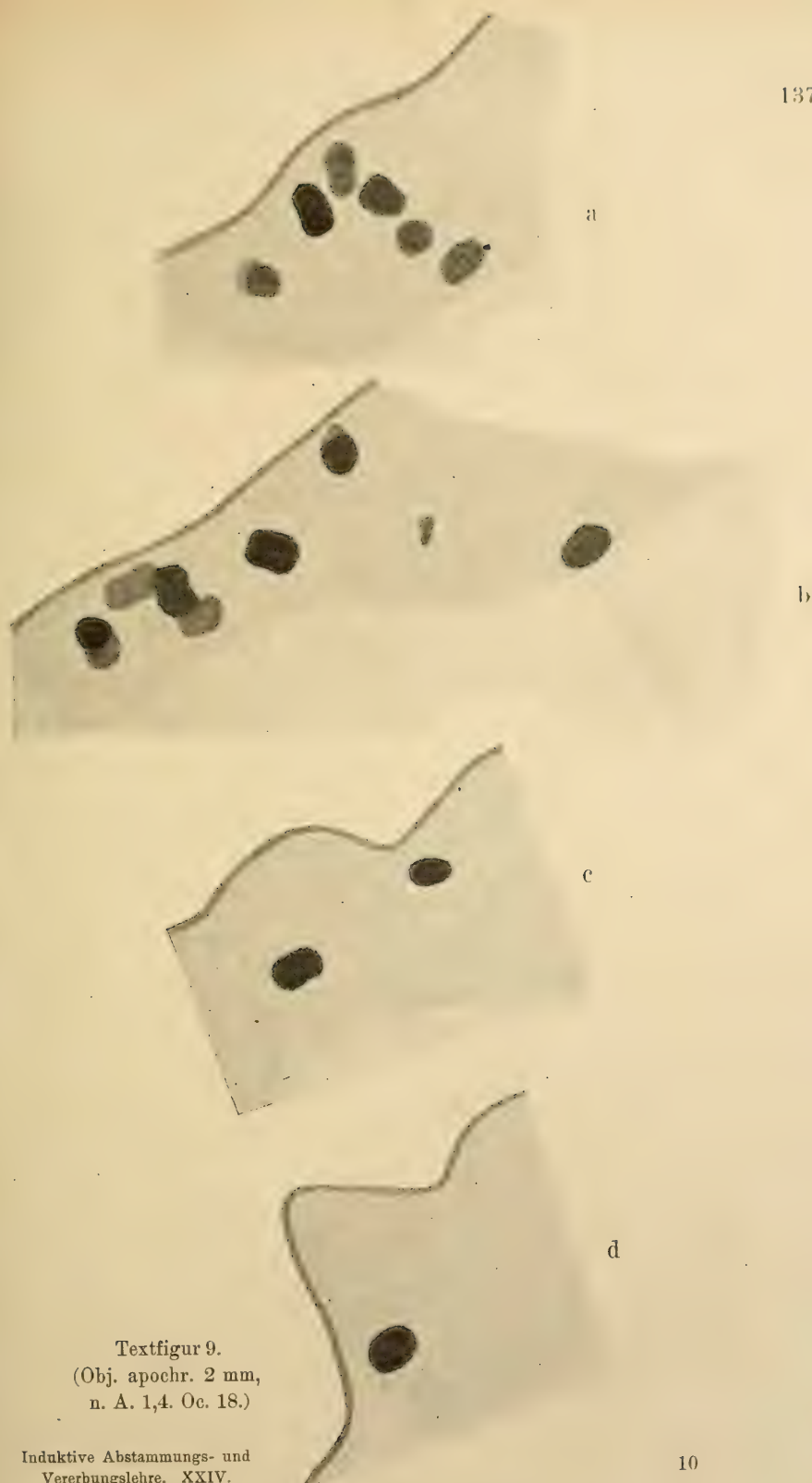


Textfigur 8. (Obj. c, Oc. 1.)

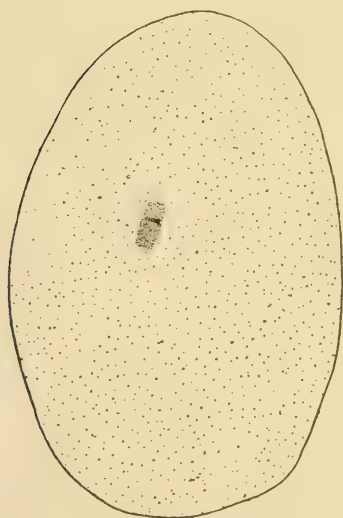
Eimitte zur Oberfläche nimmt auch das Volumen des die Chromosomen umgebenden Plasmas zu (vergl. Textfigur 8, e und f).

Jetzt sind die letzten größeren Nukleolusbrocken verschwunden, der feine Staub hat sich am Grund der Plasmakugel, d. h. an der Berührungsfläche mit den Dotterschollen, angesammelt. Nur gelegentlich bleibt ein größeres Stück vom Nucleolus erhalten (Taf. 4, Fig. 30, Taf. 5, Fig. 34a und Textfig. 9b). Die Chromosomen sind deutlich sichtbar (Taf. 3, Fig. 29, Taf. 3, Fig. 31). Noch liegen sie weitverstreut im Kernraum, so daß, wie Textfig. 9 a—d zeigt, man vier Schnitte durch denselben Kern erhält.





Die Chromosomen, 16 an der Zahl, sind noch sehr voluminös und lassen eine Querkerbe, nach der sie später geteilt werden, erkennen. Ihre Masse ist wohl viermal so groß wie die der Äquatorialplatte. In einigen Eiern desselben Ovariums waren die Chromosomen bereits mehr auf einer Stelle konzentriert (Taf. 3, Fig. 31). Größenunterschiede sind gleichfalls schon bemerkbar. Auch dieses Stadium scheint nur kurze Zeit zu dauern. Ich habe es nur in einem Ovar gefunden. Die Äquatorialplatte wird noch innerhalb des Ovars angelegt. Hier findet auch das



Textfigur 10.

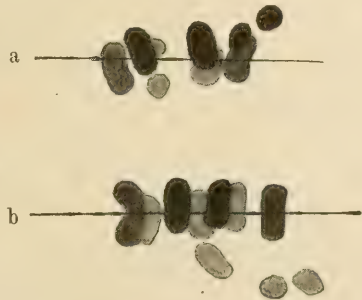
(Obj. c, Oc. 1.) Abgelegtes Ei mit erster Richtungsspindel.

erste Auseinanderrücken der beiden Teilhälften statt. Die Abschnürung des ersten Richtungskörpers erfolgt nach der Ablage im Mantelraum. Ein gleiches beobachtete Nussbaum bei *Mitella* und Weismann und Ishikawa bei *Lepas* und *Balanus*. In einem Fall zeigten die abgelegten Eier schon die Äquatorialplatten der zweiten Reifeteilung, während die im Ovar zurückgebliebenen noch die erste Reifeteilung aufwiesen. Von den vielen Reifungsspindeln aus sechs Ovarien wurden nur vier in Polansicht erhalten. Von den Quer- und Schrägschnitten ließen sich jedoch die meisten auszählen, so daß die Zahl 16 absolut sicher ist. Die erste Platte, die mir zu Gesicht kam, war die in Taf. 5, Fig. 32 abgebildete. Ich zählte 17 Chromosomen, da ich nicht genau entscheiden konnte, ob das mittelste Paar ein oder zwei Elemente darstellte. Wohl

sah man eine schwache Verbindung zwischen beiden bei tiefer Einstellung, Sicherheit über die Deutung erhielt ich erst durch zwei andere Schnitte. Taf. 5, Fig. 37 a und b zeigt alle 16 Chromosomen einer Platte im Querschnitt. Man sieht, wie verschieden weit die Durchschnürung gegangen ist. Einige sind noch einheitliche Gebilde, andere schon geteilt, und eins, gleichfalls schon geteilt, schwebt über den anderen. Geht dieses Chromosom zu einem Pol? Da es schon geteilt ist, müßten die beiden Hälften 15 und 17 Elemente aufweisen.

Textfigur 11 a und b bringt zwei Querschnitte einer anderen Äquatorialplatte. Auf dieser sind es sogar zwei schon geteilte, die

mehr nach einem Pol gezogen erscheinen. Es sind das die beiden einzigen Fälle unter ca. 50 genau studierten Teilungen. Wie man sieht, liegen fast alle Chromosomen nicht genau symmetrisch zur Horizontalen. Ich möchte annehmen, daß es entweder verspätete, noch nicht eingestellte Chromosomen sind oder anormale Vorkommnisse. Einwandfrei sind die beiden in Taf. 5, Fig. 33 und 34 a, b abgebildeten Platten. Fig. 33 zeigt die Chromosomen etwas schräg (die untere Hälfte ist deshalb mit eingezeichnet). Sie lassen alle einen feinen Längsspalt erkennen, der auf der vorhin erwähnten nicht zu bemerken war. Die Ausbildung dieses Längsspaltess kann soweit gehen, daß typische Tetraden vorliegen (Taf. 5, Fig. 36). Größenunterschiede der Chromosomen sind nicht sehr deutlich ausgeprägt. Sie entsprechen ungefähr denen der Oogonienteilungen. Kurz erwähnen will ich noch die letzte Platte (Taf. 5, Fig. 34 a, b) deshalb, weil die beiden Hälften auf je einem Schnitt zu sehen sind. Da die Chromosomen, wie schon gezeigt, nicht alle gleich weit geteilt sind und nicht genau symmetrisch liegen, hat das Messer bei den meisten ein Stück von der unteren Hälfte mit abgeschnitten, daher die doppelt gebildeten Chromosomen beider Platten. Fig. 34 a enthält im ganzen 17 Elemente. Ein Vergleich der einzelnen Chromosomen zeigt die genaueste Lageübereinstimmung für beide Platten, nur für den 17. Bestandteil ist kein Partner vorhanden. Es ist dies ein Überrest des Nukleolus, der noch nicht aufgelöst ist, aber schon durch sein zackiges Aussehen von den Chromosomen deutlich unterschieden ist. Einen Entscheid darüber zu geben, ob die Querkerbe oder der Längsspalt die Grenze zwischen zwei konjugierten Chromosomen darstellt, ist im Hinblick auf die ungünstigen Verhältnisse der ausschlaggebenden Stadien nicht möglich. Sicher ist nur, daß die Reifeteilungen tatsächlich nach diesen Spaltungen geschehen. Die erste Reifeteilung teilt jedes Chromosom nach der Querkerbe, die zweite Reifeteilung, wie auch die Teilung des ersten Richtungkörpers, nach dem Längsspalt. Taf. 5, Fig. 39 zeigt erste und zweite Reifeteilung nebeneinander. Die zweite Reifeteilung wird also sofort eingeleitet, ohne daß ein Ruhestadium zwischengeschaltet wird und noch ehe der erste Richtungkörper abgeschnürt ist. Die Teilung des ersten Rich-



Textfigur 11. (Obj. apochr.  
2 mm, n. A. 1,4, Oc. 18.)

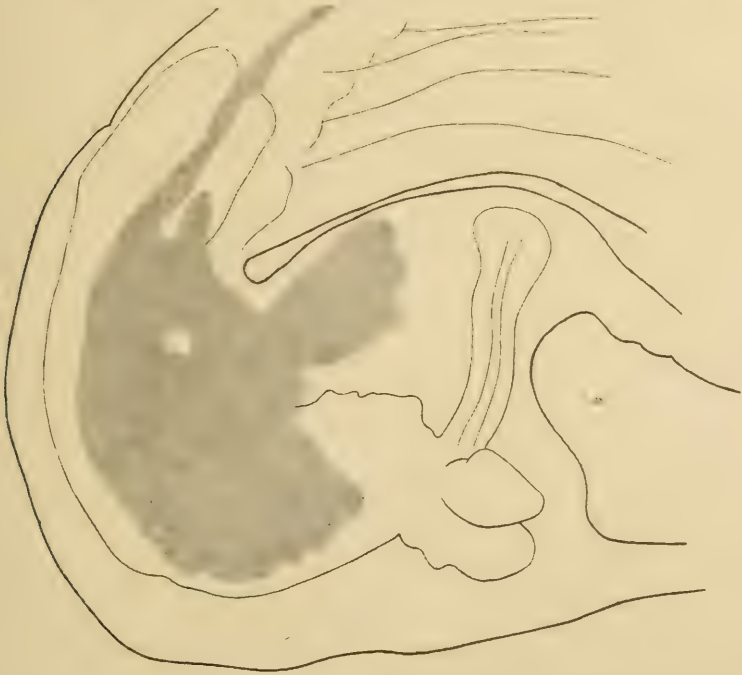


tungskörpers wird nicht durchgeführt, er wird abgestoßen (Taf. 5, Fig. 40), sein Inhalt verklumpt (Taf. 5, Fig. 42). Die Zahl der Elemente der zweiten Reifeteilung beträgt wieder 16 von gleicher Größenordnung wie bei der ersten Reifeteilung. Die erste Reifeteilung zeigt oft eine sehr schöne Strahlung (Taf. 3, Fig. 35). Die Strahlungszentren heben sich durch ihre feinkörnige Beschaffenheit deutlich vom übrigen Plasma ab. Ein Centrosoma konnte ich nur auf nicht sehr stark differenzierten Heidenhain-Präparaten bemerken. Dann waren auch die Zugfasern stark verdickt. Durch die erste Reifeteilung werden die Chromosomen alle so gestellt, daß der Längsspalt senkrecht zur Teilungsebene zu stehen kommt (Taf. 5, Fig. 36). Soll eine neue Teilung stattfinden, muß eine Drehung der Teilchromosomen um  $90^0$  vor sich gehen. Leider fand ich nur einen Satz Eier mit der zweiten Reifeteilung, von denen ich nur eine geringe Anzahl guter Schnitte erhielt. Der Dotter bereitet selbst bei Anwendung von Celloidin-Paraffin große Schwierigkeiten. In einem Ei waren zwei stark genäherte Zentren mit Zentralhorn, von denen eine deutliche Strahlung ausgeht, zu sehen (Taf. 3, Fig. 41). Senkrecht zur Achse der beiden Zentren befinden sich die Chromosomen der zweiten Reifeteilung, aus deren Lage man schon erkennen kann, daß sie in den Machtbereich der Sphären gezogen und nach dem Längsspalt geteilt werden. . . . Über das Eindringen des Spermatozoons kann ich leider keine Angaben machen. Bei den Eiern mit der zweiten Reifeteilung habe ich keine Spur entdecken können und weiß daher nicht, ob sie nicht erst später eindringen, wenn der weibliche Pronucleus fertig gebildet ist. Das nächste mir vorliegende Stadium ist die Kopulation der beiden Geschlechtskerne. Taf. 3, Fig. 43 zeigt einen Schnitt durch das ganze Ei, auf dem Dotter die verhältnismäßig kleine Menge Plasma schwimmend. Das Chromatin der beiden Kerne hat sich in eine Menge Klumpen, Körner und Fäden aufgelöst (Taf. 6, Fig. 45). Im Plasma erscheinen sich mit Heidenhain färbende Fäden und Stränge (Mitochondrien?). Ob diese „Mitochondrien“ mit denen auf einem sehr viel früheren Entwicklungsstadium der Eier in genetischem Zusammenhang stehen, vermag ich nicht zu sagen. Wenn in dem jungen Ei die Chromosomen anfangen, sich plasmatisch zu färben, findet man auf Heidenhain-Präparaten im Dotter unregelmäßig gestaltete bandförmige Gebilde (Taf. 3, Fig. 6a, 7). Diese verschwinden, wenn das Ei etwa die doppelte Größe erreicht hat (Taf. 3, Fig. 8, 6b) und die ersten Fetttropfen auftreten (Taf. 3, Fig. 8 und 9, Osmiumfärbung). Mit dem Wachstum der Eier nimmt auch die Zahl und Größe der Fett-

kugeln zu. Vielfach liegen sie zunächst peripherewärts (Taf. 2, Fig. 10), schließlich erfüllen sie den ganzen Raum, zwischen ihnen die Dotterschollen (Taf. 3, Fig. 9, Taf. 2, Fig. 10, 11, 12).

### **Spermatogenese des Hermaphroditen.**

Die erste Anlage des Hodens ist bei ganz jungen Individuen ein Zellhaufen an der Ventralseite zwischen Darm- und Nervensystem. Später wächst dieses Gebilde heran und umgreift den Darm zu beiden



Textfigur 12. (Obj.  $a_3$ , Oc. 1.)

Seiten nach dem Rücken zu. Es hat sich zugleich ein Lumen gebildet, in das die reifen Spermatozoen abgestoßen werden. Zwei Samenleiter führen diese in den Ausführung des Penis.

Textfigur 12 zeigt die Größe des Hodens im Vergleich zu dem eigentlichen Tierkörper. Über die Verteilung der Zonen, in denen die Vermehrung und das Wachstum der Geschlechtszellen vor sich geht, und der mit Spermatozoen gefüllten Hohlräume, die alle nach dem Samenleiter führen, gibt Textfigur 13 Aufschluß.

Diese mächtige Entwicklung des Hodens ist die Regel. Gelegentlich findet man große Individuen, bei denen nur ganz geringe Hodenbläschen vorhanden sind. Ob das auf einer Rückbildung oder Nichtausbildung beruht, vermag ich nicht zu sagen. Die Zellen in diesen Bläschen sehen durchaus normal aus. Der Raum, der sonst vom Hoden ausgefüllt wird, ist hier von lockerem Bindegewebe erfüllt. Man könnte vielleicht auch daran denken, daß *Sc. scalpellum* im Begriff steht, eine triöcische Art zu werden, und daß nun schon bei einigen Individuen die volle Ausbildung des Hodens unterbleibt. Der nächste Schritt wäre dann der, daß der Penis allmählich atrophiert und schließlich verschwindet.

Die Ausbildung der Spermatogonien, die Spermatogonienteilungen gleichen durchaus denen der Oogenese. Es sind auch hier 32 Elemente mit ähnlichen geringen Größenunterschieden vorhanden (Taf. 6, Fig. 46). Vollkommen gleich verlaufen auch die Stadien bis zum Bukett (Taf. 6, Fig. 48, 49). Erwähnen möchte ich hier, daß sowohl bei der Oogenese wie den beiden Spermatogenesen ein Synapsisstadium nicht vorhanden ist. Synapsisähnliche Bilder habe ich nur im Hoden des Hermaphroditen gefunden und zwar mit allen Zeichen der schlechten Fixierung. Das Fixierungsmittel dringt eben schneller durch den ungeschützten oberen Teil des Pedunkels ins Ovar als durch das immerhin kräftige Chitin, das den eigentlichen Körper mit Hoden umgibt. Ein Unterschied in der Spermatogenese gegenüber der Oogenese tritt nach dem Bukettstadium ein, als bei letzterer nun das bedeutende Wachstum einsetzt, das bei der Spermatogenese unterbleibt. An Stelle der Auflockerung der Chromosomen der Oogenese setzt hier ein Verdichtungsprozeß ein. Es bilden sich Verdickungen (Taf. 6, Fig. 50), die davon ausgehenden Fäden werden dünner. Diese Konzentration führt zu unregelmäßig gestalteten klumpigen Chromosomen, von denen nur noch ganz feine Fäden ausgehen. Manchmal scheinen diese Fäden von einem Chromosom zu einem oder mehreren anderen zu führen. Die Chromosomen werden immer kompakter; sie nehmen rundliche Gestalt an, die letzten Ausläufer verschwinden (Taf. 6, Fig. 52). Darauf erfolgt die Einstellung in die Äquatorplatte der ersten Reifeteilung. Dazu haben die meisten Chromosomen eine Drehung um  $90^{\circ}$  ausgeführt (vergl. Taf. 6, Fig. 52, 53 und 55). Man zählt wieder 16 Elemente mit einer geradzu schematischen Deutlichkeit. Die Größenverschiedenheiten sind die gleichen wie bei der ersten Reifeteilung der Eier. Eines der Chromosomen ist wieder kleiner als die anderen. Nach der ersten Reifeteilung ballen



sich die Chromosomen wohl stark zusammen, treten jedoch in kein Ruhestadium ein, sondern bilden sofort die zweite Reifeteilung aus. Auch in dieser sind wieder 16 verschieden große Chromosome vorhanden (Taf. 6, Fig. 56, 58). Von beiden Reifeteilungen haben mir hunderte von Äquatorialplatten vorgelegen. Ich habe nie irgend eine Abweichung feststellen können. Die 16 Elemente werden stets gleichmäßig auf beide Hälften verteilt. Taf. 6, Fig. 56 gibt die Äquatorialplatte der zweiten



Textfigur 13. (obj. c ohne Frontlinse, oc. 1.)

Reifeteilung, Fig. 58 die eine der beiden Teilhälften. Die Größenabnahme gegenüber der ersten Reifeteilung ist sehr deutlich. Nach der zweiten Reifeteilung verschmelzen die Chromosomen allmählich (Taf. 6, Fig. 59, 60), bis nur ein einziger, sich einheitlich färbender Klumpen übrig bleibt (Taf. 6, Fig. 61).

Die Spermiogenese habe ich nicht besonders untersucht. Immerhin möchte ich doch einige Stadien kurz beschreiben und abbilden, da über die Entwicklung der Spermien bei Cirripeden kaum Angaben existieren und über den Bau des fertigen Spermiums noch manche Frage

offen steht. Es liegen eigentlich nur drei Arbeiten vor, die sich mit ihnen beschäftigen. Ballowitz verwendete *Balanus sulcatus*, *B. improvisus*, *Verruca stroemii* und *Lepas anatifera*. Er kam zu dem Resultat, daß die Fäden aus zwei Teilfasern bestehen, von denen sich einer mit Gentiana färbt, daß ein eigentlicher Kopf nicht zu unterscheiden ist (er nennt sie deshalb „kopflos“), daß jedoch möglicherweise „das Chromatin des Spermatocytenkernes in eine der beiden Fasern und sehr wahrscheinlich dann wohl in die dunkle Faser übergegangen ist“. Demgegenüber behauptet Koltzoff wieder bei *Lepas* und *Balanus* einen Spermienkopf gefunden zu haben. Von diesem gehe dann der sich färbende chromatische Teil des Fadens aus. Am meisten der Wahrheit nähert sich Retzius, der eben nur am gleichen ungünstigen Objekt, mit sehr kleinen Zellverhältnissen, arbeitete. Er führt genetisch den (mit Biondi) sich grün färbenden Faden auf den Kern der Spermatide zurück. Von seinen Figuren entsprechen 10—12 meiner Taf. 6, Fig. 57, 8, 9 : 62; 6, 7 : 63b; 4, 5 : 64; 3 : 64—65. Die kugelrunde Spermatide (Taf. 6, Fig. 61) beginnt sich in die Länge zu strecken, wobei das zentral gelegene Chromatin vakuolisiert wird (Taf. 6, Fig. 62). Die Streckung der Zelle geht weiter. Von der Seite gesehen zeigt sich eine Aufbauchung (Taf. 6, Fig. 63b). Die beiden stark ausgezogenen Spitzen bleiben jedoch frei davon. Ein etwas älteres Stadium zeigt Taf. 6, Fig. 64. Man erkennt nun schon, das sich das Chromatin in einer Spirale angeordnet hat. Das Spermium nähert sich der Fadenform. Das Chromatin streckt seine Spirale immer mehr und füllt die ganze (?) Spindel aus (Taf. 6, Fig. 65). Das reife Spermium stellt einen langen Faden dar, der sich in seinem ganzen Verlauf (?) chromatisch färbt. Ich glaube, aus der Genese geht hervor, daß diese Form mit größerem Recht „schwanzlos“ genannt werden kann, da eben der Kopf, d. h. der chromatinhaltige Teil des Spermiums fadenförmig gebildet ist und eines besonderen Schwanzes als Lokomotionsorgan nicht bedarf.

Bei einigen Individuen fand ich im Hoden in geringer Zahl Riesenzellen, die 2—3 Kerne enthielten (Taf. 6, Fig. 67) und zwar waren diese stets auf dem Bukettstadium und machten einen durchaus normalen Eindruck. Über Entstehung und Schicksal dieser Gebilde kann ich nichts aussagen. Mit einer Beziehung zum Geschlecht können sie nichts zu tun haben, da sie viel zu selten auftreten. Gelegentlich findet man im Samenleiter und im Ausführkanal des Penis Spermatozoen, die im Aussehen dem Spermium in Fig. 63 gleichen. Nur färbt sich ihr Inhalt gleichmäßig mit Kernfarben, dürfte also wohl degenerierte

Spermien darstellen. Gruvel gibt für *Balanus perforatus* an, daß er sehr selten Riesenspermatozoen gefunden habe. Vielleicht sind es die gleichen degenerierenden Spermien, die durch ihre Gestalt gegenüber den fadenförmigen normalen Spermien wie Riesen erscheinen.

### **Spermatogenese des Männchens.**

Hier kann ich mich ganz kurz fassen, da Unterschiede gegenüber der Spermatogenese des Hermaphroditen nicht vorliegen. Männliche Cyprislarven enthalten noch keine reifen Spermatozoen. Der Hoden stellt bei ihnen ein einheitliches Gebilde ohne Lumen dar. Sein Inhalt besteht aus Spermatogonien und Wachstumsstadien. Erst nach der Metamorphose erhält der Hoden einen zentralen Hohlraum, beginnen die Geschlechtszellen die Reifeteilungen zu durchlaufen und sich befruchtungsfähige Spermien zu entwickeln. Der chromatische Verlauf unterscheidet sich in nichts von dem gleichen Prozeß im Hoden des Hermaphroditen. Die Spermatogonienteilungen (Taf. 6, Fig. 47) zeigen wieder 32 Elemente, die Spermatocytenteilungen erster und zweiter Ordnung (Taf. 6, Fig. 54 und 58) 16. Die Verhältnisse liegen auch hier mit absoluter Klarheit vor.

### **Theoretischer Teil.**

Das Resultat vorliegender Untersuchungen ist also in der Hinsicht negativ, als die Entwicklung der Genitalprodukte, die drei verschiedenen Gametogenesen, keinerlei Unterschiede erkennen ließen. Vor allem konnte ein besonderes Geschlechtschromosom nicht nachgewiesen werden. Alle Chromosome verhalten sich durchaus gleich. Daß im übrigen ein „Nachhinken“ von Chromosomen bei den Mitosen nicht nur bei den Geschlechtschromosomen vorkommt, zeigt Taf. 3, Fig. 44, die die Teilung einer Bindegewebszelle aus dem Pedunkel darstellt. Es soll mit diesem negativen Befund natürlich nicht gesagt sein, daß Chromosomen, die mit dem Geschlecht in irgend einer Beziehung stehen, überhaupt fehlen; morphologisch nachweisbar sind sie jedenfalls nicht.

Sehen wir zu, für welche hermaphroditischen Tiere bis jetzt cytologische Untersuchungen vorliegen. Die Zahl der verschiedenen berücksichtigten Formen ist in Anbetracht der allgemeinen Verbreitung von normalerweise zwittrigen Arten nicht groß. Lassen wir die Untersuchungen an Syconen (Jørgensen) und Hydra (Downing) außer acht,



da bei diesen noch besondere Verhältnisse vorliegen, die in der ganzen Organisation begründet sind, so sind es nur die Platyhelminthen, Gastropoden, Sagitta und *Angiostomum* (*Rhabdonema*) *nigrovenosum*. Die Befunde lassen sich auf zwei Gruppen verteilen: die eine, bei der sich Geschlechtschromosomen oder Unterschiede im chromosomalen Geschehen der beiden Geschlechtsprodukte nicht nachweisen ließen, die andere, die solche Differenzen zeigt. In die erste Gruppe gehören die Platyhelminthen und Sagitta, in die zweite die Gastropoden und *Angiostomum*. Wie sind nun diese positiven und negativen Ergebnisse, zu denen noch die bei *Sc. scalpellum* kommen, in Einklang zu bringen? Ich glaube doch, daß es dafür eine Erklärung gibt. Bei getrenntgeschlechtlichen Tieren ist bei so vielen Formen und in so verschiedenen Gruppen das Vorhandensein von „Geschlechtschromosomen“ nachgewiesen oder doch wenigstens wahrscheinlich gemacht, daß man es wohl als Regel betrachten kann. Theoretisch ist diese Heterogametrie des einen Geschlechtes ohne weiteres einzusehen. Bei Hermaphroditen ist ein solches mit dem Geschlecht in Beziehung stehendes Chromosom nicht erforderlich, es geht stets das gleiche Geschlecht wieder hervor. Die Schwierigkeiten für eine Erklärung des Hermaphroditen machen sich erst bei der Entstehung der Geschlechtszellen bemerkbar. Doch kommt dieses Problem für uns zunächst nicht in Betracht.

Als ursprüngliche Geschlechtsform müssen wir bei Tieren die hermaphroditische annehmen. Ein solches primäres Zwittertum ist das der Platyhelminthen, bei denen noch keine Unterschiede im Chromosomenbestand der beiden Arten von Geschlechtszellen vorhanden sind. Aus der Gemischtgeschlechtlichkeit hat sich im Laufe der Stammesgeschichte die Getrenntgeschlechtlichkeit entwickelt. Damit war auch die Möglichkeit für eine differente Ausbildung der beiden Geschlechter, für die Wirksamkeit eines das Geschlecht bestimmenden Chromosomes gegeben. Wilson nimmt ja für die  $n$ -Chromosomen, die Idio-Chromosomen und die heterotropischen Chromosomen an, daß sie phylogenetisch aus gewöhnlichen entstanden sind. Diese beiden Prozesse sind parallel zueinander verlaufen. Einen solchen Übergang vom primären Hermaphroditismus zum Gonochorismus macht Jegen wahrscheinlich bei cystenbewohnenden Trematoden. Es finden sich alle Abstufungen bis zur völligen Trennung der Geschlechter. Bei dem getrenntgeschlechtlichen *Schistosomum* hat Lindner Geschlechtschromosomen nachweisen können. Eine vergleichende cytologische Untersuchung dieser in Umbildung des Geschlechts befindlichen Formen könnte interessante Parallelen zutage

fördern. Von dieser sekundären Getrennt-Geschlechtlichkeit sind nun eine Anzahl von Gruppen tertiär wieder zum Hermaphroditismus zurückgekehrt. Zu ihnen gehören die Gastropoden, die Cirripeden und Angiostomum. Bei Angiostomum erklärt sich das Vorhandensein eines Geschlechtschromosoms aus der Tatsache, daß das hermaphroditische Angiostomum mit dem getrenntgeschlechtlichen Rhabdonema in Generationswechsel steht. Für den Unterschied bei den Gastropoden und den Cirripeden (*Sc. scalpellum*) lassen sich wohl wiederum phylogenetische Gründe anführen. Einmal erworbene Organe oder Eigenschaften werden nur schwer wieder aufgegeben. Nun sind aber von den Gastropoden gerade die ältesten und primitivsten Formen, die Prosobranchier, spez. die Diotocardier, getrenntgeschlechtlich. Von den hermaphroditischen Pulmonaten finden sich Planorbis erst im Lias, Limax und Helix erst im Tertiär. Die Pteropoden sind seit der oberen Kreide bekannt. Es sind also verhältnismäßig junge Geschlechter, so daß die Zeit nicht ausreichend gewesen sein mag, um eine seit so uralten Zeiten, dem Kambrium, erworbene Eigenschaft wieder abgestoßen zu haben. Demgegenüber sind die Cirripeden älterer Herkunft. Von den heute lebenden Gattungen sind Mitella und Scalpellum schon seit dem Obersilur bekannt. Es waren auch damals festsitzende Geschöpfe, eine Lebensweise, die nach unseren Kenntnissen das Auftreten der Zwitterigkeit begünstigt, so daß sie also schon zu diesen Zeiten wieder hermaphroditisch geworden waren und nun auf den heutigen Tag alle Anklänge an ihren früheren Gonochorismus verloren haben.

Es bleibt uns nur noch übrig, für das Auftreten der Männchen eine Erklärung zu finden. Gruvel hatte folgende Theorie aufgestellt: „Il paraît probable, que la partie de la ponte qui tombe le sac à oeuf reçoit l'imprégnation de spermatozoides venus de la grande forme hermaphrodite, qui, jouant le rôle de mâle, a déposé son sperme sur les cotés du corps; mais, quand cette masse est épuisée, il arrive quelquefois qu'une nouvelle ponte a lieu avant même qu'un nouveau sac se soit constitué. Il se pourrait alors, que le rôle des mâles nains soit précisément de féconder ces oeufs tardifs qui, au lieu de donner naissance à des hermaphrodites, produiraient, cette fois, des mâles nains destinés à remplacer les premiers, dont la vie est, comme on le sait, assez éphémère“. Dazu ist einmal zu bemerken, daß die Produktion von Spermatozoen seitens des Hermaphroditen geradezu eine ungeheure ist, und daß man reife Spermien während des ganzen Jahres findet. Die Angaben über Auftreten und Lebensdauer der Männchen lassen

diese Ansicht vollends als unhaltbar erscheinen. Smith ist auf Grund seiner Untersuchung an Rhizocephalen zu einer ganz anderen Meinung gekommen: „If we suppose that the Cirripedes have passed through a state of protandric hermaphroditism similar to that of the Isopoda Epicarida, it is plain that all the larvae must have originally possessed the instinct of first fixing on the adult parasites, and we may suppose, that this instinct has been retained in the Rhizocephala but is now only actually fulfilled by a certain proportion of the larvae, which under existing circumstances, are useless and fail to develop further: while the rest of the larvae not finding an adult parasite to fix upon go straight on to infect their hosts and develop into the adult hermaphrodites.“ „The same explanation would apply to the complemental males in *Scalpellum*, etc., these individuals being also potential hermaphrodites, which are arrested in development, though not so completely as in the Rhizocephala, owing to the position they have taken up.“ — Demgegenüber macht Stewart geltend, daß außer Differenzen in der Größe der männlichen und weiblichen Cypris „in *S. squamuliferum* hermaphrodites occur attached to all parts of other hermaphrodites, including the margin of the pallial aperture.“ Nach meinen Beobachtungen dürften diese geringfügigen Größendifferenzen (bei *Sc. scalpellum*) nicht in Betracht kommen. (Stewart lag nur je eine Cypris vor.) Entscheidend dürfte allein das Experiment sein.

In Hinblick auf den negativen Befund bei der chromosomalen Untersuchung möchte ich doch an eine epigenetische Bestimmung des Geschlechts aus mehreren Gründen glauben. Einmal hat Baltzer für *Bonellia* eine solche Abhängigkeit wahrscheinlich gemacht, indem er aus Larven in gewissem Maße willkürlich Weibchen oder Männchen oder Hermaphroditen in wechselnder Ausbildung hervorgehen lassen konnte. Durch intravitale Färbung ist die Aufnahme von Stoffen (? geschlechtsbestimmende Stoffe) aus dem weiblichen Rüssel nachgewiesen worden. Weiter vorn, bei der Schilderung des Männchens, habe ich die Veränderungen im färberischen Verhalten des Chitins des Hermaphroditen beschrieben. Es ist sehr gut möglich, daß diese Stoffe mit Hilfe der Antennen resorbiert werden und zur Ernährung des Männchens dienen. Die Männchen besitzen, wie ich nachwies, doch ein ziemlich langes Leben und produzieren noch Ende Juni Spermatozoen, müssen also dafür Betriebs- und Umsatzstoffe erhalten. Geformte Nahrung können sie nicht aufnehmen, da die Mundteile und der Darmkanal völlig atrophiert sind. Einen Einwand möchte ich doch machen, der vielleicht



gegen eine solche Geschlechtsbestimmung spricht. Die Cyprispudden, die sich am Mantelrand festsetzen, versinken in dem Chitin desselben, oder werden von diesem umwachsen. Warum geschieht nicht das gleiche mit den Larven, die sich an andern Stellen des Körpers des Hermaphroditen anheften? Also produzieren schon die männlichen Puppen einen spezifischen geschlechtlich differenzierten Stoff, der chitinlösend wirkt?

Zum Schluß soll noch eine theoretische Anschauung, die zugunsten einer epigamen Geschlechtsbestimmung spricht, angeführt werden. Boveri hatte aus seinen Befunden bei *Angiostomum* geschlossen, daß allein die Heterochromosomen die sekundären Geschlechtscharaktere bestimmen, die primären jedoch von äußeren oder inneren Ursachen abhängen. Wenn nun die Männchen von *Scalpellum* der Anlage nach gleichfalls hermaphroditisch sind, so würde kein besonderes Geschlechtschromosom benötigt werden. Der Entscheid, ob aus einer Larve ein Hermaphrodit hervorgeht, d. h. ob Hoden und Ovarium angelegt werden, oder ob die Bildung des Ovariums unterbleibt, d. h. ein Männchen entsteht, würde von äußeren Umständen abhängen, nämlich davon, ob sich die Larve am Mantelrand eines Hermaphroditen ansetzt oder auf „neutralem“ Boden.

Im Zusammenhang damit möchte ich zum Schluß noch eine andere Frage berühren. Betreffs des phylogenetischen Alters der Scalpellidae stehen sich zwei Anschauungen gegenüber. Darwin, dem sich neuerdings Broch auf Grund seiner Untersuchungen über die Plattenentwicklung bei *Sc. stroemii* anschließt, behauptet, daß die ältesten Formen solche mit wenigen Capitulumschildern seien und daß sich von ihnen aus die andern durch Vermehrung der Zahl der Schilder entwickelt haben. Genau den entgegengesetzten Standpunkt nimmt Hoek ein. Nach seiner Theorie sind die ältesten Scalpellidae Mitella-ähnliche Formen, die, durch Reduktion der Zahl der Kalkschilder, neue Arten aus sich hervorgehen ließen. Palaeontologisch ist diese Anschauung gut begründet. Die ältesten Cirripeden besitzen zahlreiche Schilder am Capitulum. Schwierigkeiten könnten ihr dadurch entstehen, daß nun gerade die Gruppen, die wir auf Grund dieser palaeontologischen Befunde als die ältesten betrachten, die am wenigsten umgebildeten Männchen aufweisen. Gruvel hatte angegeben, daß er bei den Männchen von *Smilium Peronii* rudimentäre Eizellen im Pedunkel gefunden habe. Stewart, der daraufhin ein Männchen von *Smilium Peronii*, sowie mehrere Männchen in verschiedenen Entwicklungsstadien von *Euscalpellum squamuliferum* Weltner, *E. bengalense* Annandale untersuchte,

hat nachgewiesen, daß Gruvel sich getäuscht hatte. Andererseits legt wohl Broch zu großen phylogenetischen Wert auf ontogenetisches Geschehen. Einmal ist es möglich, daß die Männchen auch innerhalb der Gruppe der Scalpellidae polyphyletisch erworben worden sind. Sie kommen doch auch in einer ganz andern Gattung (Ibla) vor. Nach Pilsbry sind in der Untergattung *Arco-scalpellum* mehrere Formkreise enthalten. Dann brauchen es ja nicht immer die phylogenetisch ältesten zu sein, die am weitesten umgebildet sind. Vielfach sind gerade uralte Stämme äußerst starr gegenüber den Einflüssen der Umgebung. Ich erinnere nur an die Brachiopoden. Jüngere Geschlechter zeigen oft einen viel labileren Charakter. Bei diesen ganzen letzten Erörterungen über das Verhältnis von Männchen zum Hermaphrodit, ist nur dieser noch einfache Zustand berücksichtigt worden. Für die Komplikationen, die sich aus dem Wiederauftreten von Weibchen ergeben, möchte ich keine Erklärungen versuchen, dafür liegen noch zu wenig Beobachtungen vor. — Sollten durch diese Betrachtungen andere unter günstigeren Umständen arbeitende Forscher veranlaßt werden, sich dieser Gruppe von Organismen anzunehmen, so wäre der Zweck dieser Arbeit erfüllt.

### Tafelerklärung.

Sämtliche Figuren wurden mit Hilfe eines Abbeschen Zeichenapparates entworfen. Zeichenblatt auf Objekttischhöhe. Tubuslänge 160 mm.

#### Tafel 2.

Fig. 1. Zellstrang der Ovariumanlage eines 2 mm großen Hermaphroditen. Zeiss apochr. 2 mm n. A. 1,4 Komp. Oc. 8.

Fig. 2. Endstück einer Verzweigung eines jungen Ovars mit „Wurzelhaube“. Unten Anschnitt einer Zementdrüsenzelle. Oc. 6.

Fig. 3. Querschnitt durch die „Wurzelhaube“ eines andern Zweiges des gleichen Ovars. Oc. 6.

Fig. 10. Ei auf dem Stadium wie die große Zelle in Fig. 6a. Fetttropfen an der Peripherie. Oc. 1.

Fig. 11. Halberwachsenes Ei mit vielen Schollen. Kernmembran aufgelöst, nur Nukleolen sichtbar. Oc. 1.

Fig. 12. Jüngeres Stadium wie Taf. 1, Fig. 11. Dotterschollen in größerer Zahl. Oc. 1.

#### Tafel 3.

Fig. 4. Längsschnitt eines Ovarialschlauches mit herangewachsenen Eiern. Syncytien der Oocyten erster Ordnung. Oc. 1.

Fig. 5. Reife und heranwachsende Eier, umgeben von Nährzellen. Oc. 1.

- Fig. 6a. Heranwachsende Eier mit „Mitochondrien“.  
 Fig. 6b. Etwas älteres Stadium ohne diese. Oc. 1.  
 Fig. 7. Eines dieser Eier mit „Mitochondrien“. Oc. 8.  
 Fig. 8. Junges Ei, etwas älter wie in Fig. 6a. „Mitochondrien“ verschwunden, feinste Fetttropfen (Osmiumfärbung). Oc. 1.  
 Fig. 9. Späteres Stadium Oc. 1.  
 Fig. 27. Kernmembran aufgelöst. Beginnende Herausdifferenzierung der Chromosomen. ? Strepsinema. Oc. 8.  
 Fig. 28 a—c. Drei Schnitte durch den Kern einer Oocyte erster Ordnung. Zerfall des Nukleolus. Oc. 6.  
 Fig. 29. Kern an die Eioberfläche gestiegen. Nukleolenstaub auf dem Boden  
 Fig. 31. Oocyten erster Ordnung. Zusammenrücken der Chromosomen zur Äquatorialplatte der ersten Reifeteilung. Oc. 18.  
 Fig. 35. Erste Reifeteilung. Seitenansicht. Oc. 12.  
 Fig. 41. Einstellung der Chromosomen zur zweiten Reifeteilung. Oc. 18.  
 Fig. 43. Schnitt durch abgelegtes Ei. Kopulation der Geschlechtskerne, erster Richtungskörper. Obj. c, Oc. 1.

## Tafel 4.

- Fig. 13. Epithelzelle aus jungem Ovar mit zwei Nukleolen. Oc. 18.  
 Fig. 14. Oogonienzelle „Ruhestadium“, ein Nukleolus. Oc. 18.  
 Fig. 15. Oogonienzelle. Vorbereitung zur Teilung. Oc. 18.  
 Fig. 16. Oogonienzelle. Vorbereitung zur Teilung: 32 Fäden. a und b zusammengehörige Schnitte. Oc. 18.  
 Fig. 17 a und b zusammengehörige Schnitte. Oogonienzelle kurz vor der Einstellung zur Äquatorplatte. 31 Chromosomen gezeichnet. Oc. 18.  
 Fig. 18. Oogonienteilung. Äquatorialplatte. 32 Chromosomen. Oc. 18.  
 Fig. 19. Oocyten erster Ordnung aus dem Syncytium, Beginn der Konzentration des Chromatins. Oc. 18.  
 Fig. 20. Oocyte erster Ordnung. Frühes Leptotaen-Stadium. Oc. 18.  
 Fig. 21. Bukettstadium. Oc. 18.  
 Fig. 22. Beginnende Auflockerung der Chromosomen, Zelle heranwachsend. Oc. 18.  
 Fig. 23. Chromosomen nur noch als feine Fäden vorhanden. Zelle noch mehr gewachsen. Oc. 18.  
 Fig. 24. Kern einer Oocyte erster Ordnung. Chromosomen nahezu farblos. Größte Tätigkeit des Nukleolus. Oc. 18.  
 Fig. 25. Chromosomen nur noch als dunkle Wolken erkennbar. Abströmende (?) Massen vom Nukleolus. Oc. 18.  
 Fig. 26. Letzte Andeutung an die Chromosomen verschwunden. Oc. 18.  
 des Tropfens angesammelt. Chromosomen als quergeteilte Walzen sichtbar.  
 Fig. 30. Verschwindender Nukleolus. Oc. 1.

## Tafel 5.

- Fig. 32. Erste Reifeteilung. Polansicht. Oc. 18.  
 Fig. 33. Erste Reifeteilung. Polansicht. Oc. 18.



- Fig. 34 a und b. Die beiden Hälften einer Äquatorialplatte. Oc. 18.  
 Fig. 36. Erste Reifeteilung. Seitenansicht. Tetraden. Oc. 18.  
 Fig. 37 a und b. Erste Reifeteilung. Exzentrisch gelagerte Chromosomen, schon geteilt. Oc. 18.  
 Fig. 38. Oocyten zweiter Ordnung. Einstellung zur zweiten Reifeteilung. Polansicht. Chromosomen mit Längsspalt. Oc. 18.  
 Fig. 39. Äquatorialplatte der zweiten Reifeteilung und erster Richtungskörper, beide mit längsgespaltenen Chromosomen. Oc. 18.  
 Fig. 40. Abschnürung des ersten Richtungskörpers. Oc. 8.  
 Fig. 42. Abgeschnürter erster Richtungskörper. Oc. 1.  
 Fig. 44. Bindegewebszelle des Pedunkels in Teilung: nachhinkende Chromosome. Oc. 18.

## Tafel 6.

- Fig. 45. Abgelegtes Ei: Kopulation der Geschlechtskerne. Im Plasma „Mitochondrien“. Oc. 6.  
 Fig. 46. Spermatogonienteilung. Oc. 18.  
 Fig. 47. Spermatogonienteilung. ♂ Oc. 18.  
 Fig. 48. Spermatozyte erster Ordnung: beginnendes dünnfädiges Knäuel. Oc. 18.  
 Fig. 49. Pachytän-Stadium. Oc. 18.  
 Fig. 50. Beginnende Konzentration der Chromosomen. Oc. 18.  
 Fig. 51. Fäden bis auf feinste Ausläufer verschwunden. Oc. 18.  
 Fig. 52. Einstellung zur ersten Reifeteilung. Oc. 18.  
 Fig. 53. Erste Reifeteilung. Polansicht. Oc. 18.  
 Fig. 54. Erste Reifeteilung. ♂ Polansicht. Oc. 18.  
 Fig. 55. Erste Reifeteilung. Seitenansicht. Oc. 18.  
 Fig. 56. Zweite Reifeteilung. Polansicht. Oc. 18.  
 Fig. 57. Zweite Reifeteilung. Seitenansicht. Oc. 18.  
 Fig. 58. Zweite Reifeteilung. ♂ Teilplatte. Oc. 18.  
 Fig. 59. Zweite Reifeteilung. Anaphase Seitenansicht. Oc. 18.  
 Fig. 60. Zweite Reifeteilung. Anaphase Polansicht. Beginnende Verschmelzung der Chromosomen. Oc. 18.  
 Fig. 61. Spermatide. Einheitlicher Chromatinklumpen. Oc. 18.  
 Fig. 62. Spermatide. Beginnende Streckung und Auflockerung des Chromatins. Oc. 18.  
 Fig. 63. Spindelform. Verteilung des Chromatins. Oc. 18.  
 Fig. 64. Annäherung an die Fadenform. Spiralige Anordnung des Chromatins. Oc. 18.  
 Fig. 65. Nahezu fertig ausgebildete Form. Oc. 18.  
 Fig. 66. Reifes Spermatozoon. Oc. 18.  
 Fig. 67. Riesenzelle mit zwei Kernen im Hoden des ♀ Oc. 18.  
 Fig. 68. Äquatorialplatte einer Epithelzellenteilung des Ovarialschlauches. Oc. 18.

## Literaturverzeichnis.

- Anceel, P., Sur les mouvements de la chromatin et les nucléoles pendant la période d'augmentation de volume de l'ovocyte d'Hélix. Arch. Zool. exp. (3), Vol. 10, 1902.
- , Sur le Nebenkern des spermatocytes d'Hélix pomatia. Bibliogr. anat., Vol. 11, 1902.
- , Sur les premières différenciations cellulaires dans la glande hermaphrodite d'Hélix pomatia. Ibid.
- , La réduction numérique des chromosomes dans la spermatogénèse d'Hélix pomatia. Ibid.
- , Histogénèse et structure de la glande hermaphrodite d'Hélix pomatia (Linn.). Arch. Biol., Vol. 19, 1903.
- Andersson, K. A., Die Pterobranchier. Wiss. Erg. Schwedische Südpolar-Exp., Bd. 5, 1907.
- Annandale, N., The Indian Barnacles of the subgenus Smilium, with remarks on the classification of the genus Scalpellum. Rec. Indian Mus., Vol. 5, 1910.
- , Description of a new species of Scalpellum from the Andaman Sea. Ibid.
- , Notes on Cirripedia Pedunculata in the collection of the University of Copenhagen. Saertryk af Vidensk. Meddel. fra den naturh. Foren. i Kbhvn., 1910.
- , Note on the rate of growth of Barnacles in Indian seas. Journ. of the Bombay Nat. Hist. Soc., 1911.
- , The Indian Barnacles of the subgenus Scalpellum. Rec. Indian Mus., Vol. 9, 1913.
- Arnold, G., The prophase in the Ovigensis and the Spermatogenesis of Planaria lact. (Dendrocoel. lact.) Arch. f. Zellf., Bd. III, 1909.
- Aurivillius, C. W. S., Studien über Cirripeden. Svenska Akad. Handl. Stockholm, Bd. 26, 1894.
- , Cirripèdes nouveaux provenant des campagnes scientifiques de S. A. S. le Prince de Monaco. Bull. Soc. zool. France, Vol. 23, 1898.
- Ballowitz, E., Die kopflosen Spermien der Cirripeden. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 91, 1908.
- Baltzer, F., Über die Chromosome der Tachea (Helix) hortensis, Tachea austriaca und der sogen. einseitigen Bastarde T. hortensis  $\times$  T. austriaca. Arch. f. Zellf., Bd. 11, 1913.
- , Die Bestimmung des Geschlechts nebst einer Analyse des Geschlechtsdimorphismus bei Bonellia. Mitt. d. Zool. Station Neapel, Bd. 22, 1914.
- Baur, E., Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Berlin 1913.
- Berndt, W., Zur Biologie und Anatomie von Alcippe lampas Hancock. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 74, 1903.
- , Studien an bohrenden Cirripeden. (Ordnung Acrothoracica Gruvel, Abdominalia Darwin.) Erster Teil: Die Cryptophiliden. Arch. Biontol., Bd. 1, 1907.
- , Über das System der Acrothoracica. Arch. f. Naturgesch., Jahrgang 73, 1907.
- Bigelow, M. A., The early development of Lepas. A study of cell-lineage and germ-layers. Bull. Mus. Harvard Coll., Vol. 40, 1902.
- Bordas, M., Contribution à l'étude de la spermatogénèse dans la sagitta bipunctata. La Cellule, Vol. 28, 1913.

- Boveri, Th., Über das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Hermaphroditismus. Beobachtungen an *Rhabditis nigrovenosa*. Verh. d. phys.-med. Ges. Würzburg, N. F., Bd. 61, 1911.
- Broch, Hj., Die Plattenentwicklung bei *Scalpellum stroemii* M. Sars. Kgl. norske Vidensk. Selsk. Sk., 1912.
- Buchner, P., Die Schicksale des Keimplasmas der Sagitten in Reifung, Befruchtung, Keimbahn, Ovogenese und Spermatogenese. Festschr. R. Hertwig, Vol. 1, 1910.
- , Über hermaphrodite Seesterne. Zool. Anz., Bd. 38, 1911.
- , Praktikum der Zellenlehre. Berlin 1915.
- , Vergl. Eistudien. I. Die akzessorischen Kerne des Hymenoptereneies. Arch. f. mikr. Anat., II. Abt., Bd. 91, 1918.
- Buresch, J. W., Untersuchungen über die Zwitterdrüse der Pulmonaten. I. Die Differenzierung der Keimzellen bei *Helix arbustorum*. Arch. f. Zellf., Bd. 7, 1912.
- Burmeister, H., Beiträge zur Naturgeschichte der Rankenfüßer. Berlin 1834.
- Calman, W. T., On Barnacles of the genus *Scalpellum* from Deep-sea Telegraph-Cables. Ann. Mag. nat. hist. (9), Vol. 1, 1918.
- Correns, C., Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes nach neuen Versuchen mit höheren Pflanzen. Berlin 1907.
- , Geschlechterverteilung und Geschlechtsbestimmung (bei Pflanzen). Handwörterb. f. Naturw., Bd. IV, 1913.
- , Über den Unterschied von tierischem und pflanzlichem Zwittertum. Biol. Centralbl., Bd. 36, 1916.
- u. R. Goldschmidt, Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechtes. Berlin 1913.
- Cuénot, L., L'hermaphroditisme protandrique d'*Asterina gibbosa* Penn. et ses variations suivant les localités. Zool. Anz., Bd. 21, 1898.
- Darwin, Ch., A monograph of the sub-class Cirripedia. London 1851, 1854.
- , On the males and complementary males of certain Cirripedes, and on rudimentary structure. Nature, Vol. 18, 1873.
- Demoll, R., Die Spermatogenese von *Helix pomatia* L. Ein Beitrag zur Kenntnis der Heterochromosomen. Zool. Jahrb., Suppl. 15, Bd. 2, 1912.
- , Über Geschlechtsbestimmung im allgemeinen und über die Bestimmung der primären Sexualcharaktere im besonderen. Ibid., Abt. f. allg. Zool. u. Phys., Bd. 33, 1913.
- Dingler, M., Über die Spermatogenese des *Dicrocoeleum lanceolatum*. Arch. f. Zellf., Bd. 4, 1910.
- Downing, E. R., The Spermatogenesis of *Hydra*. Zool. Jahrb., Anat., Bd. 21, 1905.
- , The Ovogenesis of *Hydra*. Ibid., Bd. 28, 1909.
- Gelei, J., Über die Ovogenese von *Dendrocoelum lacteum*. Arch. f. Zellf., Bd. 11, 1913.
- Gerstaecker, A., Crustacea. Bronn, Klassen u. Ordnungen des Tierreichs, Bd. 5, 1866—79.
- Gilson, G., Etude comparée de la spermatogénèse chez les Arthropodes. La Cellule, T. 1 et 2, 1886.
- Giesbrecht, W., Crustacea. Handwörterb. f. Naturw., Bd. 2, 1912. — Handbuch d. Morphol. der wirbell. Tiere v. Lang, Bd. 4, 1913.
- Godlewski, E. jun., Physiologie der Zeugung. Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol., Bd. 3, II. Hälfte, 1910—14.
- Goldschmidt, R., Untersuchungen über die Eireifung, Befruchtung und Zellteilung bei *Polystomum integerrimum* Rud. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 71, 1902.



- Goldschmidt, R., Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des *Zoogonus mirus* Lss. Zool. Jahrb., Anat., Bd. 21, 1905.
- , Über das Verhalten des Chromatins bei der Eireifung und Befruchtung des *Dicrocoelium lanceolatum*. Arch. f. Zellf., Bd. 1, 1908.
- , Die Chromatinreifung der Geschlechtszellen des *Zoogonus mirus* und der Primär-typus der Reduktion. Ibid., Bd. 2, 1909.
- , Einführung in die Vererbungswissenschaft. Leipzig 1911.
- Grégoire, V., La réduction dans le *Zoogonus mirus* Lss. et le „Primär-Typus“. La Cellule, T. 25, 1909.
- Grüvel, A., Contribution à l'étude des Cirrhipèdes. Arch. Zool. exp. (3), T. 1, 1894.
- , Etude du mâle complémentaire du *Scalpellum vulgare*. Arch. Biol., T. 16, 1899.
- , Cirrhipèdes. Expedition du „Travailleur“ et du „Talisman“, 1902.
- , Sur le mâle nain de *Ibla quadrivalvis* Cuvier. Proc. Verb. Soc. Sc., Bordeaux 1903.
- , Sur une forme géante de spermatozoides chez les Cirrhipèdes. Bull. Mus. N. H. Paris, T. 8, 1903.
- , Révision des Cirrhipèdes appartenant à la collection du muséum d'histoire naturelle. N. Arch. Mus. H. N., Paris (4), T. 4, 1903; T. 5, 1904; T. 6, 1905.
- , De quelques phénomènes d'ovogénèse chez les Cirrhipèdes. C. R. Acad. Sc. Paris, T. 139, 1904.
- , Monographie des Cirrhipèdes. Paris 1905.
- , Die Cirripeden der deutschen Südpolarexpedition 1901—03. Bd. 11, Zoolog. III, 1909.
- Häcker, V., Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Erg. Fortsch. Zool., Bd. 1, 1907.
- , Allgem. Vererbungslehre, 2. Aufl. Braunschweig 1912.
- Häfele, F., Anatomie und Entwicklung eines neuen Rhizocephalen: *Thompsonia japonica*. Abh. d. Akad. d. Wiss., math.-phys. Kl., München, 2. Suppl.-Bd., 7. Abh., 1911.
- Halkin, H., Recherches sur la maturation, la fécondation et le développement du *Polysomum integerrimum*. Arch. Biol., T. 19, 1901.
- Hempelmann, F., Zur Naturgeschichte von *Nereis dumerilii*. Zoologica, Heft 62, 1911.
- Henneguy, L. F., Sur la formation de l'oeuf, la maturation et la fécondation de l'oo-cyte chez le *Distomum hepaticum*. C. R. Assoc. Anat. Montpellier, 1902.
- Hertwig, R., Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems nebst eigenen Untersuchungen. Biol. Centralbl., Bd. 32, 1912.
- Hescheler, K., Mollusca. Lehrb. vergl. Anat. wirbell. Tiere, 1900.
- Hoek, P. P. C., Report on the cirripedia collected by H. M. S. „Challenger“ during the years 1873—76. Rep., Vol. 8, part. 25; Vol. 10, part. 28, 1884.
- , Beiträge zur Kenntnis der Anatomie der Cirripeden. Tijdschr. Nederl. Dierk. Ver., Deel VI, 1885.
- , Over polyandrie bij *Scalpellum Stearnsi*. Versl.-Akad. Amsterdam, Deel 14, 1906.
- , The Cirripedia of the Siboga-Expedition, A. C. Pedunculata. Monographie 31 a. Leiden 1907.
- Hoffendahl, K., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie von *Poecilasma aurantiacum* Darwin. Zool. Jahrb., Morph., Bd. 20, 1904.
- Jegen, G., *Collyriclum faba* (Bremser) Kossack. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 117, 1917.
- Jørgensen, M., Beiträge zur Kenntnis der Eibildung, Reifung, Befruchtung und Furchung bei Schwämmen (Sykonen). Arch. f. Zellf., Bd. 4, 1910.

- Jörgensen, M., Zellenstudien I. Morphologische Beiträge zum Problem des Eiwachstums. Ibid., Bd. 10, 1913.
- Kemnitz, G. A. v., Eibildung, Eireifung, Samenreifung und Befruchtung von *Brachycoelium salamandrae*. Ibid.
- , Beiträge zur Kenntnis des Spermatozoendimorphismus. Ibid., Bd. 12, 1914.
- Kleinert, M., Die Spermatogenese von *Helix* (*Tachea*) *nemoralis* und *hortensis*. Jen. Zeitschr. Naturw., Vol. 45 (N. F. 38), 1909.
- Knipowitsch, N., *Dendrogaster astericola*. Biol. Centralbl., Bd. 10, 1891.
- , Sur le groupe des *Ascothoracides*. Arch. Zool. exp., T. I, Notes et Revues, 1893.
- Korschelt, E., Über *Ophryotrocha puerilis* Clap.-Metschn. und die polytrochen Larven eines anderen Anneliden (*Harpochaeta cingulata* nov. gen. nov. spec.). Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 57, 1893.
- Krohn, A., Beobachtungen über den Cementapparat und die weiblichen Zeugungsorgane einiger Cirripeden. Arch. f. Naturgesch., Jahrg. 25, 1859, Bd. 1.
- Krüger, P., Beiträge zur Kenntnis der Oogenese bei Harpacticiden, nebst biologischen Beobachtungen. Arch. f. Zellf., Bd. 6, 1910.
- , Beiträge zur Cirripedenfauna Ostasiens. Abh. d. Akad. d. Wiss., math.-phys. Kl., München, II. Suppl.-Bd., 6. Abh., 1911.
- Lams, H., Recherches sur l'oeuf d'*Arion empiricorum*. Mém. publiés par la classe des Sc. de l'Acad. de Belgique, T. II, 1910.
- Lee, A. Bolles, Sur le Nebenkern et sur la formation du fuseau dans les spermatoocytes des *Hélix*. La Cellule, Vol. 11, 1895.
- , La régression du fuseau caryocinétique. Ibid.
- , Les Cinèses spermatogénétiques chez l'*Hélix pomatia*. Ibid., Vol. 13, 1897.
- , Nouvelles recherches sur le Nebenkern et la régression du fuseau caryocinétique. Ibid., Vol. 20, 1902.
- , L'évolution du spermatozoïde de l'*Hélix pomatia*. Ibid., Vol. 21, 1904.
- Levy, Fr., Studien zur Zeugungslehre. 3. Mitteilung. Kurze Bemerkungen über die Chromatinverhältnisse in der Spermatogenese, Oogenese und Befruchtung des *Distomum turgidum*, Brandes (?). Arch. mikr. Anat., Abt. 2, Bd. 85, 1914.
- , 4. Mitteilung. Über die Chromosomenverhältnisse in der Spermatozytogenese von *Rana esculenta*. Ibid., Bd. 86, 1914.
- Lindner, E., Über die Spermatogenese von *Schistosomum haematobium* Bilh. (*Bilharzia haematobia* Cobb.) mit besonderer Berücksichtigung der Geschlechtschromosomen. Arch. f. Zellf., Bd. 12, 1914.
- Linville, H. J., Maturation and fertilization in pulmonate gasteropodes. Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 35, 1900.
- Mac Leod, Recherches sur la structure de l'appareil reproducteur des Téléostéens (2<sup>e</sup> communication). Bruxelles Acad. royale des Sciences, 50<sup>e</sup> année, 3<sup>me</sup> série, T. I, 1881.
- Maupas, E., Mode et formes de reproduction des Nématodes. Arch. Zool. exp. (3), Vol. 8, 1900.
- Meves, F., Über oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung nach Beobachtungen an *Paludina Pygaera*. Arch. mikr. Anatomie, Bd. 61, 1902.
- Murray, J., Nebenkern in spermatogenesis of Pulmonate *Helix* and *Arion*. Zool. Jahrb., Anat., Bd. 11, 1898.
- Nawaschin, S., Über den Dimorphismus der Kerne in den somatischen Zellen bei *Galtonia candicans* (russisch). Bull. Acad. Imp. St. Petersburg, 1912.

- Nußbaum, M., Bildung und Anzahl der Richtungskörper bei Cirripeden. Zool. Anz., Bd. 12, 1889.
- , Anatomische Studien an Californischen Cirripeden. Bonn 1890.
- Pilsbry, H. A., The Barnacles (Cirripedia) contained in the collections of the U. S. National Mus. Smithsonian Institution U. S. Nat. Mus. Bull., 60, 1907, Washington.
- , Cirripedia from the Pacific coast of North America. Bull. Bureau of Fisheries, Vol. 26. Washington 1907.
- , On the classification of Scalpelliform Barnacles. Proc. Acad. Philadelphia, Vol. 60, 1908.
- , Barnacles of Japan and Bering Sea. Bull. Bureau of Fisheries, Vol. 29, 1911.
- Plattner, G., Über die Spermatogenese bei den Pulmonaten. Arch. mikr. Anat., Bd. 25, 1885.
- , Über die Entstehung des Nebenkerns und seine Beziehung zur Kernteilung. Ibid., Bd. 26, 1886.
- , Zur Bildung der Geschlechtsprodukte bei den Pulmonaten. Ibid.
- Pompeckj, J. F., Crustacea (Paläontologie). Handwörterb. Naturw., Bd. 2, 1912.
- Popoff, M., Eibildung bei *Paludina vivipara* und Chromidien bei *Paludina* und *Helix*. Arch. mikr. Anat., Bd. 70, 1907.
- Potts, F. A., Mycetomorpha a new Rhizocephalan (with a note on the sexual condition of Sylon). Zool. Jahrb., Syst., Bd. 33, 1912.
- , Thompsonia, a little known Crustacean Parasite (Preliminary note). Proc. Cambridge philos. Soc., Vol. 17, 1914.
- , On the Rhizocephalan genus Thompsonia and its relations to the evolution of the group. Washington. D. C. Carnegie Inst. Pap. Dept. Mar. Biol., 1915.
- Prowazek, E. v., Spermatologische Studien. I. Spermatogenese der Weinbergschnecke. Arb. d. Zool. Inst. d. Univ. Wien, Bd. 13, 1900.
- Rappeport, T., Die Spermatogenese von *Planaria alpina*. Zool. Anz., Bd. 43, 1914.
- Retzius, G., Die Spermien der Crustaceen. Biol. Unters. (2), Bd. 14, 1909.
- , Weitere Beiträge zur Kenntnis der Spermien mit besonderer Berücksichtigung der Kernsubstanz. Ibid., Bd. 15, 1910.
- Ridewood, W. G., (Cephalodiscus). Nat. antarctic exp. 1901—04. London 1907.
- Le Roi, O., *Dendrogaster arborescens* und *Dendrogaster ludwigi*. zwei entoparasitische Ascothoracica. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 86, 1907.
- Schapiro, J., Über Ursache und Zweck des Hermaphroditismus, seine Beziehungen zur Lebensdauer und Variationen mit besonderer Berücksichtigung einiger Nacktschneckenarten. Biol. Centralbl., Bd. 22, 1902.
- Schellenberg, A., Ovogenese, Eireifung und Befruchtung von *Fasciola hepatica* L. Arch. f. Zellf., Bd. 6, 1911.
- Schleip, W., Das Verhalten des Chromatins bei *Angiostomum nigrovenosum*. Ein Beitrag zur Kenntnis der Beziehungen zwischen Chromatin und Geschlechtsbestimmung. Ibid., Bd. 7, 1911.
- , Geschlechtsbestimmende Ursachen im Tierreich. Ergebnisse und Fortschritte der Zoolog., Bd. 3, 1912.
- Schoenemund, E., Zur Biologie und Morphologie einiger Perla-Arten. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 34, 1912.



- Schreiner, A. und K. E., Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. V. Die Reifung der Geschlechtszellen von *Zoogonus mirus* Lss. Vid. Selsk. Sk. I. Math. Naturw. Kl., 1908.
- Schubmann, W., Über die Eibildung und Embryonal-Entwicklung von *Fasciola hepatica* L. (*Distomum hepaticum* Retz). Zool. Jahrb. Anat., Bd. 21, 1905.
- Seiler, J., Das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Lepidopteren. Nebst einem Beitrag zur Kenntnis der Eireifung, Samenreifung und der Befruchtung. Arch. f. Zellf., Bd. 13, 1914.
- Shull, G. H., Inheritance of Sex in *Lychnis*. Bot. Gaz., Bd. 49, 1910.
- , Reversible sex-mutants in *Lychnis dioica*. Ibid., Vol. 52, 1911.
- , Hermaphrodite females in *Lychnis dioica*. Science n. S., Vol. 36, 1912.
- Smallwood, W. M., The maturation, fertilization and early cleavage of *Haminea solitaria*. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard college, Vol. 44, 1904.
- Smith, Geo., Rhizocephala. Fauna Flora Golf Neapel, 29. Monogr., 1906.
- , Crustacea. The Cambridge Natural History, Vol. IV, London, 1909.
- Solger, B., Die Richtungskörperchen von *Balanus*. Zool. Anz., Bd. 13, 1890.
- Soos, L., Spermatogenesis of *Helix arbustorum*. Ann. Mus. Nat. Hungarici, Vol. 8, 1910.
- Stewart, F. H., Studies in post-larval development and minute anatomy in the genera *Scalpellum* and *Ibla*. Mem. Ind. Mus. Calcutta, Vol. 3, 1911.
- Tischler, G., Chromosomenzahl, -Form und -Individualität im Pflanzenreich. Prograssus Rei Botanicae, V, 1915.
- Tschassownikow, S., Über indirekte Zellteilung bei der Spermatogenese von *Helix pomatia*. Anat. Hefte, Bd. 29, 1905.
- Viguier, C., L'hermaphroditisme et la parthénogénèse chez les Echinodermes. C. R. Acad. Sc. Paris, T. 131.
- Wassermann, F., Die Oogenese des *Zoogonus mirus* Lss. Arch. mikr. Anat., II. Abt., Bd. 83, 1913.
- Weismann und Ishikawa, Weitere Untersuchungen zum Zahlengesetz der Richtungskörper. Zool. Jahrb. Anat., Bd. 3, 1889.
- Wilson, E. B., Studies on chromosomes. II: The paired microchromosomes, idiochromosomes and heterotropic chromosomes in Hemiptera. Journ. exp. Zool., Vol. 2, 1905.
- Zarnik, B., Über den Chromosomencyclus bei Pteropoden. Verh. D. Zool. Ges., 1911.
- Zimmermann, K. W., Über den Kernteilungsmodus bei der Spermatogenese von *Helix pomatia*. Verh. Anat. Ges., 1891.

## Kleinere Mitteilungen.

### Stammesgeschichtliche Ergebnisse einiger Untersuchungen an Trias-Reptilien.

Von Friedrich von Huene in Tübingen.

Hierzu Tafel 7.

(Eingegangen am 2. Mai 1920.)

Die Ordnung der Thecodontia besteht in der Trias aus den Pseudosuchia, den Pelycosimia und den Parasuchia. Beide letzteren divergieren von den ersten in entgegengesetzten Richtungen. Den kürzlich von Mehl beschriebenen (Quart. Bull. Univ. Oklahoma. March 1916, p. 33—39) *Acompsosaurus wingatensis* aus der Trias New-Mexikos halte ich auch für einen Pelycosimier: der schwere Knochenbau, das abwärts gewendete breite Pubis, die Form des Ischium, die Zweizahl der Sakralwirbel, das geschlossene Azetabulum lassen ihn als ziemlich primitiven Thecodontier erscheinen, der in der Nähe der Pseudosuchier, wahrscheinlich zu den Pelycosimia, vielleicht einer neuen Unterabteilung derselben, gehört. Der große Calcaneus von *Erythrosuchus* paßt zu den Thecodontia, er vermittelt in eigentümlicher Weise zwischen dem plattenförmigen der Pelycosaurier und dem mit Tuber versehenen der Pseudosuchia. Die Pelycosimia erscheinen in einiger Hinsicht etwas primitiver als die anderen Thecodontia, so daß sie wohl von deren ersten Anfängen schon abgezweigt sind und sich dann rasch zu ihrer enormen Größe entwickelt haben.

Die Phytosaurier als die höchststehende Familie der Parasuchia sind in zwei biologisch verschiedene Richtungen geteilt. Dies zeigt sich zunächst nur im Metatarsus, der bei den einen kurz gedrunken und mit trochanterartigen Muskelfortsätzen versehen ist — dahin sind die amerikanische Gattung *Rutiodon* und eine neue Gattung aus dem obersten Keuper von Halberstadt zu rechnen — und bei den anderen (z. B. *Phytosaurus*) sind die Metatarsalia ziemlich lang und relativ schwach, die Lebensgewohnheiten müssen also ziemlich verschiedene gewesen sein.

Die von Broom (Proceed. Zool. Soc. London, 1914, S. 1072—1077) neu beschriebene jung-permische Gattung *Youngina capensis* aus Südafrika, die

keinen Präorbitaldurchbruch und in der Schläfenregion Supratemporale und Squamosum besitzt, wird durch ihren Autor als neue Unterordnung Eosuchia der Ordnung Thecodontia eingereiht. Broom hält es für möglich, daß die mittelpermischen südafrikanischen Gattungen Heleosaurus und Heleophilus auch hierher gehören. Dann sind die Protorosaurier wohl auch nicht fern verwandt. Diese alle — wie sie nun auch im einzelnen zueinander sich verhalten mögen — bilden offenbar den ältesten Stamm der Thecodontia.

In letzter Zeit ist mehrfach die Frage des Verhältnisses der Thecodontia zu den Gnathodontia (Howesia, Mesosuchus, Polysphenodon) angeschnitten worden. Die Gnathodontia dürfen nicht ganz eng mit den Rhynchosauriden zusammengefaßt werden, worauf ich schon früher aufmerksam gemacht habe. Aus der genaueren Vergleichung geht hervor, daß die Gnathodontia nicht direkte Vorläufer der Thecodontia sein können, daß aber beide wohl von gemeinsamen Vorfahren direkt abstammen können. Auch die Rhynchosaurier werden von der gleichen Stelle entsprossen sein. Die Gnathodontia, zu denen ich jetzt auch Brachyrhinodon aus Elgin, Palacrodon aus Südafrika, vielleicht auch Eifelosaurus rechne, halte ich jetzt für den Anfang der Rhynchocephalen, da man Palaeohatteria seit Willistons Untersuchung für einen primitiven Pelycosaurier halten muß. Aber die primitiven Pelycosaurier sind wohl auch als die Ahnen des Verwandtschaftskreises der Protorosaurier zu halten. So sind sowohl die Rhynchocephalen als die Thecodontia und mit ihnen die sämtlichen Archosaurier auf diese Gruppe zurückzuführen. Die Rhynchosaurier sind dann nur gewissermaßen ein erster Seitenzweig derselben. Die Verwandtschaft der Thecodontia mit den primitiven Rhynchocephalen ist also eine sehr nahe, aber nicht deszendente. Man kann also auch nicht sagen, daß sie selbst Rhynchocephalen sind. Die Pelycosimia haben manche charakteristische Züge derselben auf kurzem Wege übernommen.

Von Pseudosuchiern sind in letzter Zeit in Südafrika einige neue Formen beschrieben worden, *Euparkeria capensis* Broom und *Sphenosuchus acutus* Haughton. Zwei sehr eigenartige Formen aus dem Stubensandstein von Pfaffenhofen in Nordwürttemberg kann Verf. hinzufügen, *Saltoposuchus connectens* und *longipes*. Damit gestaltet sich die Gruppierung der Pseudosuchia folgendermaßen:

<i>Proterosuchidae</i> . . .	{	<i>Proterosuchus</i>
		<i>Erpetosuchus</i>
		<i>Dyoplax</i>
		? <i>Sphenosuchus</i>
<i>Ornithosuchidae</i> . . .	{	<i>Ornithosuchus</i>
		<i>Saltoposuchus</i>
<i>Euparkeriidae</i> . . .	{	<i>Euparkeria</i>
		? <i>Broomiella</i>



<i>Scleromochlidae</i> . . . .	<i>Scleromochlus</i>
<i>Aëtosauridae</i> . . . .	<i>Aëtosaurus</i>
	<i>Stegomus</i>

Eine neue eingehende Untersuchung der prachtvollen Gruppe von 24 Exemplaren von *Aëtosaurus ferratus* ergab viele Ergänzungen in der Kenntnis von Schädel und Skelett dieses Pseudosuchiers. Die Schädelrekonstruktion zeigt diese Verhältnisse am besten (Fig. 1). Der Gaumen schließt sich sehr nahe an *Ornithosuchus* an. Die Wirbelsäule, die auch in verschiedenen Teilen beobachtet werden konnte, hat 25 Präsakralwirbel, wovon 7 (Atlas als erster gezählt) dem Halse angehören. Die gleiche Halswirbelzahl konnte auch bei

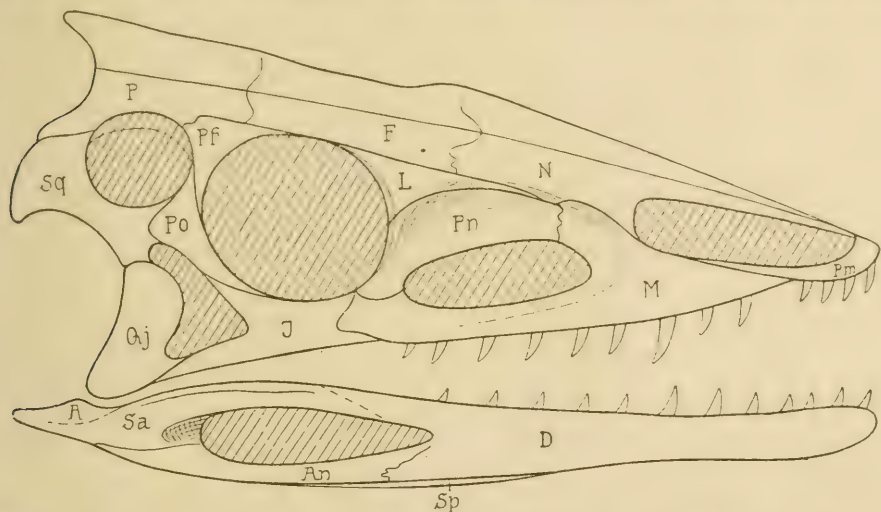


Fig. 1. Rekonstruktion des Schädels von *Aëtosaurus ferratus* O. Fraas aus dem Stubensandstein von Stuttgart 1:1.

dem Phytosauriden *Mystriosuchus* festgestellt werden. Zu *Aëtosaurus crassicauda* brachte neues Material auch Ergänzungen, ebenfalls zum Schädel.

Eigenartig und fast saurischierhaft spezialisiert sind die beiden Arten der neuen Gattung *Saltoposuchus*, von denen auch Schädelteile vorliegen, die eine Rekonstruktion desselben ermöglichen (Taf. 7, Fig. 1). Der Schädel ist *Ornithosuchus* ähnlich, auch das ganze Skelett und die Art der Bepanzerung. Auffallend schlank und hoch sind die Hinterextremitäten. Sie sind mit einem großen langgespornten *Calcaneus* versehen und besitzen einen langen, die eine Art sogar einen enorm verlängerten *Metatarsus* von 7,9 Unterschenkelänge. Die *Metatarsalia* der drei Mittelzehen sind fast gleich lang, die beiden randlichen wesentlich kürzer.

*Procompsognathus* ist ein kleiner *Coelurosaurier*, also Saurichier. Er stammt ebenfalls aus dem Stubensandstein von Pfaffenhofen (Taf. 7, Fig. 2). Der

Schädel ist noch merkwürdig pseudosuchierhaft. Die Halswirbel sind verlängert. Vom sekundären Brustschultergürtel ist nichts mehr da, die Vorderextremität ist klein, die Hand unreduziert wie bei den Thecodontia (langer 5. Finger), das Azetabulum ist durchbrochen, das Pubis enorm verlängert (wie übrigens auch bei *Saltoposuchus*), die Hinterextremität wie *Hallopus*.

Sämtliche Coelurosaurier gruppieren sich folgendermaßen:

<i>Hallopoda</i> . . . . .	{	<i>Hallopus</i>
		<i>Procompsognathus</i>
		<i>Pterospondylus</i>
<i>Podokesauridae</i> . . . . .	{	<i>Podokesaurus</i>
		<i>Saltopus</i>
		<i>Tanystrophaeus</i>
		<i>Procerosaurus</i>
<i>Coeluridae</i> . . . . .	{	<i>Coelophysis</i>
		<i>Halticosaurus</i>
		Trias-Jura-Grenze
		<i>Coelurus</i>
		<i>Aristosuchus</i>
		<i>Calamospondylus</i>
		<i>Thecospondylus</i>
<i>Compsognathidae</i> . . . . .	{	<i>Compsognathus</i>
		<i>Ornitholestes</i>
<i>Ornithomimidae</i> . . . . .		<i>Ornithomimus</i> (obere Kreide).

Die primitiven Coelurosaurier haben nahe Beziehungen zu den Thecodontosauriden und Massospondyliden, die man auf sie zurückführen kann und die selbst die primitivsten ältesten Pachypodosaurier sind, wie hier nicht im einzelnen ausgeführt werden kann. Mit Hilfe dieser Daten stellt sich mir der Vorgang der Entstehung der Saurischier in der Weise dar, daß von den Proterosuchiden, also primitiven Thecodontia, durch biologische Umprägung die primitivsten Coelurosaurier entstanden. Der Vorgang ist merkwürdig, denn bei den letzteren ist der Schädel noch kaum verändert, während Wirbellänge, Gürtel und Extremitäten in der Umprägung voraneilen, aber noch viele Pseudosuchier-Charaktere unverändert fortführen. Verlängerung der Halswirbel und der mittelsten Rückenwirbel, Fortfall des sekundären Brustschultergürtels und Durchbrechung des Acetabulums sind die ersten größeren Veränderungen. Man kann den Vorgang der Umprägung fast schrittweise verfolgen. Das ist in der Paläontologie ein seltener Fall. Ein primitives Stadium einer Ordnung wird durch relativ kleine aber grundlegende biologisch bedingte Anpassungen, die (zufällig) im Organismus glücklich sitzen, zu einer neuen Basis für die volle Kraft genetischer Weiterentwicklung. Der Anfang der Umprägung ist von außen kommend und die später folgenden tieferen anatomischen Veränderungen sind Adaption an die veränderte innere Gleichgewichtslage. Welche enorme Fülle von Gestaltungs-

möglichkeit diese kleine Verschiebung der Basis ergibt, zeigt die Wucht und Mannigfaltigkeit der Saurischia gegenüber den Thecodontia.

Tübingen, den 21. April 1920.

### Tafelerklärung.

#### Tafel 7.

Fig. 1. Rekonstruktion von *Saltoposuchus connectens* H., Stubensandstein, Pfaffenhofen.  $\frac{1}{3}$  nat. Größe. (Femur perspektivisch verkürzt.)

Fig. 2. Rekonstruktion von *Procompsognathus triassicus* F., Stubensandstein, Pfaffenhofen.  $\frac{1}{3}$  nat. Größe.

## Sclerosaurus und seine Beziehungen zu anderen Cotylosauriern und zu den Schildkröten.

Von Friedrich von Huene in Tübingen.

(Eingegangen am 2. Mai 1920.)

Eine erneute Prüfung des *Sclerosaurus armatus* Wied. aus dem mittleren Buntsandstein von Riehen bei Basel hat ergeben, daß die Phalangenformel des Fußes  $2 \cdot 3 \cdot 3 \cdot 4??$  ist. Also nur die Phalangenanzahl der 5. Zehe bleibt fraglich. Sie kann aber nur 3 oder 2 betragen haben. Das Metatarsale V hat normale Größe, so ist eine besondere Reduktion der Phalangenanzahl nicht anzunehmen, aber wohl auch keine besondere Verstärkung: so nehme ich bis auf weiteres die Phalangenanzahl 3 an. Auf meiner Abbildung (Geol. und Pal. Abh. N. F. VI., 1902. Tf. I) müssen am linken Fuß die Klaue und die ihr vorangehende Phalange als eine größere Phalange der 2. und ebenso der 3. Zehe zusammengenommen werden: die Teilung in diese zwei Glieder ist eine irrümliche gewesen, denn es handelt sich ja bekanntlich um den Ausguß der natürlichen Hohlform. Wiedersheim hatte die Phalangenanzahl ganz richtig aufgefaßt. Am rechten Hinterfuß ist die Phalangenanzahl einwandfrei und klar. Die auf meiner genannten Abbildung erscheinende Grenzlinie zwischen den beiden Endphalangen der 2. und 3. Zehe des linken Hinterfußes macht einen unnatürlichen Eindruck, auch ist z. B. bei der 3. Zehe die Länge der Klauenphalange am rechten Fuß 9, der 4. Phalange 11 mm, am linken dagegen kommt man nur unter Dazunahme der vorletzten Phalange auf ähnliche Länge. Die Klauenphalange der 2. und in geringerem Grade auch der 3. Zehe ist am rechten Fuß nicht in voller Länge erhalten, wie man an der stumpfkönischen Form im Vergleich mit der 1. und 4. Zehe sehen kann. Auf der ersten Rekonstruktion von *Sclerosaurus armatus* (l. c. Fig. 33) habe ich für den Hinterfuß die korrekte Phalangenanzahl gezeichnet, dagegen auf der im übrigen verbesserten Rekonstruktion Palaeontogr. 59. 1912. S. 97 und Centralbl. f. Min. etc. 1911. S. 82 ist die Phalangenformel zu  $2 \cdot 3 \cdot 4 \cdot 5 \cdot 4 \cdot$  angenommen, was ich jetzt für unrichtig halte.



Damit erhöht sich die schon früher betonte Ähnlichkeit mit *Pareiasaurus*, der nach Brooms letzten Feststellungen (Ann. S. Afr. Mus. VII. Pt. VI, 1913, S. 353—357) die Phalangenformel  $2 \cdot 3 \cdot 3 \cdot 4 \cdot 3$  hat im Gegensatz zu dem nah verwandten schlankeren *Propappus* mit der Formel  $2 \cdot 3 \cdot 4 \cdot 5 \cdot 3$ . Die gleiche Phalangenzahl wie beim südafrikanischen *Pareiasaurus* kommt bei der gleichen Gattung in Nordrußland (E. R. Lankaster: *Extinct Animals*, London, 1905, S. 217, Fig. 157) vor.

Gemeinsam ist diesen mit *Sclerosaurus* auch das schon früher Hervorgehobene eines einheitlichen großen plumpen Astragalo-Calcaneus, ebenso die Rückenpanzerung.

Bei der sonst so guten Erhaltung von *Sclerosaurus* ist es recht auffallend, daß keinerlei Spuren von Abdominalrippen gefunden sind. Man kann darum bis auf weiteres annehmen, daß *Sclerosaurus* faktisch keine Bauchrippen besaß wie die *Pareiasaurier*.

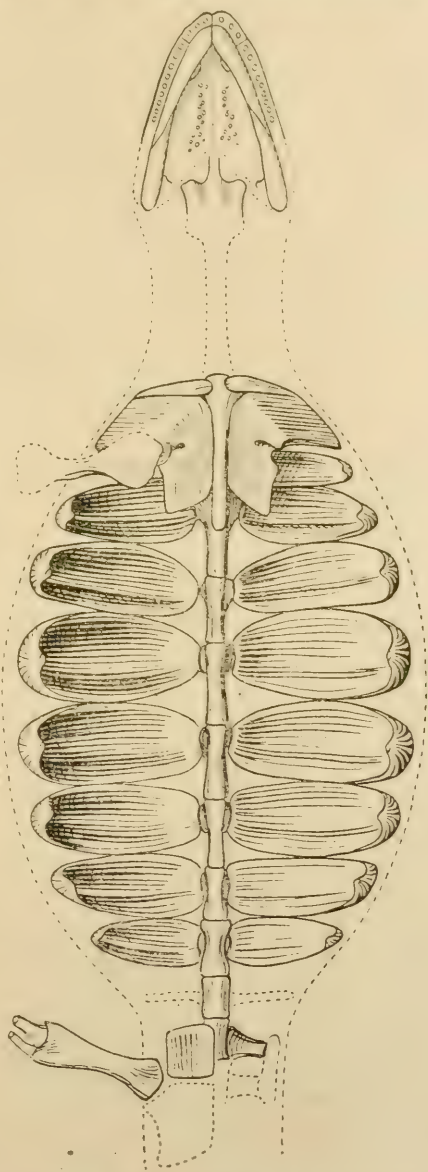
Sowohl die Phalangenformel als das vermutliche Fehlen der Bauchrippen trennen aber *Sclerosaurus* von den *Procolophoniden*: *Procolophon*, *Koiloskiosaurus* und *Telerpeton*. Letzterer dagegen hat den einheitlichen Astragalo-Calcaneus von *Sclerosaurus* und den *Pareiasauriern*, besitzt aber Bauchrippen wie *Procolophon* und *Koiloskiosaurus* und hat die Phalangenformel der letzteren.

Der Schädel von *Sclerosaurus* erinnert durch seine langen Stacheln mehr an *Elginia* als an *Koiloskiosaurus*. Auch *Telerpeton* und *Procolophon* haben wesentlich kürzere Stacheln. Die *Pareiasaurier*, vor allem die russischen, haben eine ähnliche Neigung zur Stachelbildung. Auffallend ähnlich dem *Sclerosaurus* ist in der Bestachelung des Schädels die südamerikanische alttertiäre Schildkröte *Miolania* (A. S. Woodward: *On some extinct Reptiles from Patagonia*, *Proceed. Zool. Soc. London*, 1901, S. 169, ff). Alle diese Ähnlichkeiten sind keine zufälligen, sondern tiefer begründete. *Sclerosaurus* halte ich für einen Nachkommen der permischen *Elginien* und stelle ihn sogar zunächst in die gleiche Familie. Seine Verwandtschaft mit den *Procolophoniden* (*Procolophon*, *Telerpeton*, *Koiloskiosaurus*) ist gewiß eine relativ nahe, aber doch unterscheidet er sich wie vorhin gezeigt, von diesen Gattungen. Die *Elginien* und die *Pareiasaurier* stehen sich sehr nahe. Die *Procolophoniden* sind hinsichtlich der Extremitäten primitiver als jene, dasselbe zeigen die Bauchrippen an, auch haben die *Procolophoniden* keinen Panzer.

Nun ist es aber äußerst interessant, daß Watson (*Proceed. Zool. Soc. London* 1914, IV, S. 1011—1020, 1 Fig., Taf. VII) zeigen konnte, daß die postulierten von den *Cotylosauriern* abzweigenden „*Archichelonia*“ in *Eumotosaurus africanus* aus der permischen *Pareiasaurus*-Zone faktisch vorliegen (siehe die Abbildung). Wir sehen daraus, daß z. B. im Brustschultergürtel und in dem plattenförmigen Pubis große Ähnlichkeit mit *Sclerosaurus* und den *Procolophoniden* besteht. Die bezahnte Gaumenfläche von *Eumotosaurus* mit dem kleinen Parasphenoid-Ausschnitt und die Gestalt des Basis-

phenoids sind äußerst ähnlich den Procolophoniden. Da die Archichelonia schon im Perm von den Cotylosauriern abzweigen, kann Sclerosaurus nicht mehr selbst Vorläufer der Schildkröten sein, aber ich sehe ihn als direkten und wenig veränderten Nachkommen dieser Schildkröten an. Auf die Procolophoniden trifft das in wesentlich geringerem Maße zu.

Es kann vielleicht mancher sich die Frage vorgelegt haben, wie es zugeht, daß bei den Schildkröten Scapula, Coracoid und Cleithrum (cf. *Triasochelys dux* aus dem oberen Keuper von Halberstadt) sowie das Becken im Innern des durch die Rippen gebildeten Panzers liegen, bei allen andern Tetrapoden aber, auch den Cotylosauriern, von denen die Schildkröten abstammen, außerhalb. Auch hier gibt *Eunotosaurus* die nötigen Fingerzeige. Die erste Brustrippe ist nicht verbreitert, die zweite relativ schwach und erst von der dritten bis achten stark, die neunte wieder wenig und die zehnte und letzte gar nicht. Diese acht verbreiterten Rippen mit nur einköpfiger Artikulation biegen sich dicht neben dem Wirbelzentrum hoch aufwärts, so daß die Dornfortsätze wie in einer Rinne sitzen, und wölben sich dann erst normal nach den Flanken lateral- und abwärts, dort werden sie direkt von den Dermalverknöcherungen bedeckt. Es erfolgt also die spezifische Verbreiterung an der Integumentfläche, wo keinerlei Muskulatur mehr wie sonst über den Rippen liegen kann. Die Verbreiterung erfolgt also in einer gleichsam höheren Etage als jene, in der Schultergürtel und Becken liegen. Es sind auch diese beiden viel enger als der Brustkorb. Daher muß auch bei weitergehender Verbreiterung der Rippen im Prozeß der Panzerentwick-



Darstellung des permischen Archicheloniers *Eunotosaurus africanus* Seeley nach Watson.

lung ihr Vorderrand sich über den Schultergürtel und ihr Hinterrand über das Becken schieben, bis sie bei den fertigen Schildkröten (schon im Keuper vollkommen) ganz im Innern des Rippengehäuses liegen.

Gemeinsam ist einem großen Teil der Testudinata mit den Pareiasauriern, Sclerosaurus und Telerpeton die ungewöhnliche Bildung des Tarsus, die ich nicht auf Convergenz, sondern auf faktische Verwandtschaft zurückführe. Astragalus und Calcaneus sind zu einem massiven Block verwachsen, ich habe ihn von einem russischen Pareiasaurier (Geol. u. Pal. Abh. VI, 1902, S. 31) abgebildet, ebenso von Sclerosaurus und Telerpeton (Pal. 59, 1912). Ganz gleich sieht der Astragalo-Calcaneus bei den Landschildkröten aus. An folgenden rezenten Gattungen habe ich ihn feststellen können, deren Skelette mir gerade zugänglich waren: Testudo, Pelomedusa, Chrysemys, Geoemyda, Trionyx. Unter fossilen Gattungen finde ich in Hays Monographie der amerikanischen Testudinata, 1908, den blockförmigen Astragalo-Calcaneus bei:

*Baëna riparia*, S. 78 und Taf. 18,

*Protostega gigas*, S. 197,

*Testudo osborniana*, S. 427 und Taf. 74,

*Aspideretes singularis*, S. 502,

„ *Beecheri*, Taf. 92, 2.

Getrennten Astragalus und Calcaneus, wobei letzterer sehr klein ist, finde ich z. B. an folgenden rezenten Wasserschildkröten: *Chelone imbricata*, *Macrolemmys Temminki* und *Chelydra serpentina*; unter fossilen Formen *Toxochelys sp. ind.* bei Hay l. c., S. 167, ferner *Caretta sp.*, *Archelon ischyrys* und *Eurysternum Wagleri*. Da bei den Schildkröten die Landformen auf alle Fälle die ursprünglicheren sind, so kann auch der verwachsene Astragalo-Calcaneus als für die Testudinata charakteristisch gelten. Bei den dem Wasserleben stärker angepaßten Formen liegt ein nachträglicher Zerfall vor, bei dem aber nicht der ursprüngliche Cotylosaurier-Calcanus in seiner großen Plattenform, sondern etwas neues herauskommt.

Auch die Phalangenformel 2, 3, 3, 3, 3 der Schildkröten stimmt gut resp. läßt sich leicht auf die der Pareiasaurier und von Sclerosaurus zurückführen.

In Sclerosaurus mit seinem starken Anklang an die Pareiasaurier haben wir also im germanischen Buntsandstein einen nahen Verwandten der Archichelonia vor uns und eine ähnliche Form ist durch das Femur von *Trochanterotherium Gaudryi* (Geol. u. Pal. Abh. N. F. VI, 1902, S. 20, infolge eines Lapsus steht dort Trochanterium) aus dem oberen Muschelkalk der Saarbrückener Gegend. Es ist interessant, zu sehen, wie durch solch schöne Funde wie Eumotosaurus doch allmählich etwas Licht über manchen Rätseln der Stammesgeschichte aufzudämmern beginnt.

Tübingen, den 27. April 1920.



## Sammelreferat.

### Rassenstudien an Fischen aus dem Carlsberg-Laboratorium in Kopenhagen.

(Nach den Untersuchungen von Johs. Schmidt.)

Sammelreferat von Friedrich Alverdes, Halle a. S.

Bekanntlich sind die Fische für Rassenstudien ein sehr beliebtes Objekt, da die Arten vielfach in großer Individuenzahl auftreten; sodann sind sie durch eine Anzahl Charaktere ausgezeichnet, welche einer numerischen Variation unterworfen sind; diese letzteren können daher einen Ausgangspunkt für exakte Rassenuntersuchungen abgeben. Durch seine Arbeiten über den Aal (*Anguilla vulgaris*) hat Johs. Schmidt (1) seinen Namen bereits rühmlichst bekannt gemacht. Es war unmöglich, in dem weiten Verbreitungsgebiet dieses Tieres irgendwelche rassenmäßigen Differenzen festzustellen. Dies hat wohl darin seinen Grund, daß die erwachsenen Aale weit in den Atlantischen Ozean hinauswandern, um dort dem Fortpflanzungsgeschäft obzuliegen. Hierdurch erfolgt eine beständige Vermischung, und deshalb gehören die Aale aller europäischen Standorte der gleichen Rasse an.

Schmidt wendet sich daher anderen Objekten zu und zwar zunächst dem *Zoarces viviparus*, einem an den nordeuropäischen Küsten sehr häufigen Fisch (2). Von zahlreichen Fundorten, welche überwiegend in der Nord- und Ostsee und den verbindenden Meeresteilen gelegen sind, wurden Exemplare untersucht und zwar insbesondere auf die Zahl der Wirbel, der Strahlen in der rechten Brustflosse, der Stacheln in der Rückenflosse und der Pigmentflecken auf dem vorderen, durch weiche Strahlen ausgezeichneten Abschnitt der Rückenflosse. Die Untersuchungen zerfallen in zwei Gruppen: in Analyse von Populationen und von Geschwisterschaften.

*Zoarces viviparus* ist in zahlreiche Lokalrassen geteilt; eine Erklärung mag dies darin finden, daß es sich um einen Standfisch handelt, der keine Wanderungen unternimmt, so daß Vermischungen unterbleiben. Ein Weibchen schenkt bis zu 400 Nachkommen das Leben. Die Jungen werden, wie der Name des Tieres besagt, lebend geboren und zwar bezüglich der Zahl

der Wirbel, Stacheln und Pigmentflecken in völlig entwickeltem Zustand. Dieses ist insofern von Bedeutung, als beim Fang hochträchtiger Weibchen dem Untersucher sowohl die Mutter wie eine größere Anzahl Geschwister zum Vergleich vorliegt.

Die Durchschnittszahlen, die bei Untersuchung der verschiedenen Nachkommenschaften erhalten wurden, können von der für die Population des betreffenden Standortes gültigen sehr stark abweichen. Denn auch die Rasse (ein Begriff, der nicht selten mit dem der Population zusammenfällt), ist noch nicht die letzte systematische Einheit. Nach Schmidt ist die Konstanz der Rasse (zunächst wenigstens bei Fischen) nur eine scheinbare; die „Rasse“ selbst ist in diesem Falle nur ein durch Statistik geschaffener Begriff. Des weiteren kann das Ergebnis einer rein statistischen Rassenuntersuchung dadurch getrübt werden, daß sich die Population aus verschiedenen Jahresklassen zusammensetzt. Es ergibt sich bei *Zoarces* durch Untersuchung zweier Jahresklassen vom gleichen Fundort, daß dieselben in zwei der vier zur Beobachtung herangezogenen Charaktere voneinander abweichen und zwar in der Zahl der Brustflossenstrahlen sowie derjenigen der Stacheln in der Rückenflosse. Zwischen den Geschlechtern bestehen dagegen keine Verschiedenheiten.

Die alleinige Anwendung der Variationsstatistik ermöglicht lediglich eine Klassifizierung des Materials; deshalb geht Schmidt zur experimentellen Prüfung der Frage nach der Konstanz der Rassenmerkmale über (3, 6). Bei *Lebistes reticulatus*, einem ebenfalls viviparen Fisch, wird der Einfluß der äußeren Bedingungen auf die Nachkommenschaft geprüft, indem die gleichen Elternpaare von einer Brut zur anderen in verschiedenartiges Milieu versetzt werden; es zeigt sich, daß die Temperatur bei den Nachkommen einen gewissen Einfluß auf die durchschnittliche Zahl der Stacheln in der Rückenflosse ausübt. Daß neben den äußeren Faktoren aber auch genotypische Unterschiede eine Rolle spielen, zeigen Versuche, in denen verschiedene Weibchen genau den gleichen Bedingungen unterworfen werden (4). Trotz dieser Gleichartigkeit der äußeren Faktoren ergeben sich in der Nachkommenschaft Verschiedenheiten bezüglich der Stachelzahl, was nur im angegebenen Sinne gedeutet werden kann. Die „Rasse“ wird nach Schmidt bei Fischen dargestellt durch ein Gemisch verschiedener Genotypen. Die Durchschnittszahlen, die die einzelnen Rassen charakterisieren, hängen in erster Linie davon ab, in welchem Verhältnis die einzelnen Genotypen jeweils in ihnen gemischt sind; erst in zweiter Linie kommen die Einflüsse der Umgebung in Betracht (2, 5). Der etwaige Einfluß des Salzgehaltes wurde bei *Zoarces* auf statistischem Wege geprüft. Diese Untersuchung ergab ein durchaus negatives Resultat. Denn einerseits stimmt die durchschnittliche Wirbelzahl bei Tieren von zwei weit auseinander gelegenen Fundorten mit stark verschiedenem Salzgehalt völlig überein; andererseits differiert die be-

treffende Zahl bei Tieren von zwei benachbarten Fangplätzen mit dem gleichen Salzgehalt in außerordentlicher Weise.

### Literatur.

1. Schmidt, Johs., Second report on Eel investigations 1915. Rapports et procès-verbaux du conseil international pour l'exploration de la mer. Vol. XXIII. 1915.
2. — Racial investigations I. C. R. des travaux du Labor. de Carlsberg, Vol. 13, 3, 1917.
3. — Racial investigations II. Ibid., Vol. 14, 1, 1917.
4. — Racial investigations III. Ibid., Vol. 14, 5, 1919.
5. — Racial studies in fishes I. Journ. of Gen., Vol. VII, 1918.
6. — Racial studies in fishes II. Ibid., Vol. VIII, 1919.
7. — Racial studies in fishes III. Ibid., Vol. IX, 1919.



## Referate.

de Vries, Hugo. New dimorphic mutants of the *Oenotheras*. Bot. Gaz. 1916, vol. 62, p. 249—280. Mit 5 Textfiguren.

Der Verf. hat eine Reihe neuer Mutanten der *O. Lamarckiana* aufgefunden, die wie die seit lange bekannte *mut. scintillans* sich bei Selbstbefruchtung nicht rein reproduzieren, sondern immer typische *Lamarckiana* abspalten. Die neuen Formen sind: *cana* mit schmalen gräulichen Blättern, verhältnismäßig kleinen Blüten, ungebogenen Kelchzipfelspitzen; *pallidus*, schwächer als die Stammform, mit kürzeren breiteren Blättern, etwas kleineren Blüten, aber im ganzen der Mutterart unter allen unterschiedenen Abkömmlingen noch am ähnlichsten; *Lactea*, mit dichten *nanella*-artigen Rosetten, kleinen breiten Blättern, niedrig und wenig verzweigt; *liquida*, mit flachem, glattem Laub ähnlich wie *scintillans*, doch mit viel breiteren und heller grünen Blättern. Die Mutanten sind teils aus typischer *Lamarckiana*, teils aus Mutanten, vor allem aus *lata*, hervorgegangen, und erzeugen ihrerseits wieder die verschiedensten Mutanten, wie *nanella*, *rubrinervis*, *lata*, *scintillans*, *cana* usw. Eine Form von ähnlichem Verhalten ist auch in der Nachkommenschaft der *O. biennis* Chicago aufgetreten und *mut. saligna* benannt worden: sie ist schwach und schmalblättrig, schon 1913 beschrieben. Endlich hat Bartlett eine *mut. lasiopetala* von *O. stenomeris* gefunden, die dieselbe Inkonstanz zeigt.

Am genauesten ist bis jetzt *mut. cana* studiert. Sie liefert, wenn sie in Kreuzungen als Vater verwendet wird, nur dieselben Bastarde wie *O. Lamarckiana*, also z. B. mit *O. biennis*, *muricata*, *Hookeri*, *Cockerelli* ♀ je das Zwillingspaar *lata* und *velutina*. Dient sie als Mutter, z. B. in den Kreuzungen mit *O. Hookeri*, *Cockerelli*, *biennis* Chicago ♂, so entsteht außer den Zwillingen, die auch die Stammform hervorbringt, noch ein Typus von ausgesprochener *cana*-Prägung. Die Kreuzung *cana* × *biennis* liefert dementsprechend einen *cana*-Bastard außer der *fallax*, die auch von *O. Lamarckiana* statt eines Zwillingspaares hervorgebracht wird. Der Verf. schließt aus diesen Befunden, daß die *mut. cana* heterogam ist: der *cana*-Charakter wird nur durch die Eizellen übertragen, nicht durch den Pollen, genau wie der Mutantencharakter der *mut. scintillans*.

Dem Ref. scheint wichtiger als die Heterogamie, die Tatsache, daß die fraglichen Mutanten stärker heterozygotisch sind als *O. Lamarckiana*. In den Eizellen der *mut. cana* ist augenscheinlich neben den Komplexen *gaudens* und *velans* noch ein dritter Komplex *cana-velans* aktiv: unter den drei Bastardtypen soll nämlich der mit dem Mutationscharakter begabte im allgemeinen einer *velutina* entsprechen, die als vierte Form zugehörige, als *cana* geprägte *lata* fehlt gewöhnlich. Dazu paßt, daß *cana* × *biennis* einen lebensfähigen *cana*-Bastard liefert, der wohl als *cana-fallax* = *cana-velans* · *rubens* anzusprechen

ist. Es darf aber wohl angenommen werden, daß auch die haploide Kombination *cano-gaudens* in den Embryosäcken gebildet wird und inaktiv bleibt. Der Pollen unterscheidet sich dann von den Samenanlagen nur dadurch, daß beide *cano*-Komplexe in den Mikrosporen inaktiviert werden. Der Verf. vergleicht (Flora 1918, s. unten) die Heterogamie der inkonstanten Mutanten mit der von *O. biennis* und *muricata*, ohne auf den Unterschied hinzuweisen, der zwischen beiden Gruppen besteht: bei *O. muricata* ist von zwei Keimzelltypen der eine in den Samenanlagen, der andere im Pollen aktiv, bei den heterogamen Mutanten sind von wahrscheinlich vier Keimzelltypen drei oder vier in den Samenanlagen aktiv und zwei im Pollen. Auch die halbe Heterogamie der *O. suaveolens* und der Münchener Rasse von *O. biennis* — zwei Komplexe in den Embryosäcken, einer im Pollen aktiv — ist mit dem Verhalten der *scintillans*-Gruppe noch nicht vergleichbar. Betrachten wir die Geschlechtsbindung der einzelnen Komplexe der Mutanten, so finden wir zwei Komplexe isogam, einen heterogam und zwar weiblich aktiv, den hypothetischen vierten meist vollkommen, im weiblichen wie im männlichen Geschlecht, inaktiv. Noch einen großen Schritt weiter ist in der Inaktivierung gewisser Keimzellen die *mut. lata* gegangen, die der Verf. sicher mit Recht an die *scintillans*-Gruppe anschließt: sie hat dreierlei, manchmal viererlei Eizellen und überhaupt keinen tauglichen Pollen. Die aus *O. suaveolens* hervorgegangene *mut. lata* dagegen (vgl. das nächste Referat) besitzt mitunter gesunden Pollen und kann deshalb durch Selbstbefruchtung fortgepflanzt werden: sie spaltet dabei *suaveolens* ab, doch ist über das Verhalten des Pollens bei Kreuzung mit der Stammform noch nichts mitgeteilt.

Von der Kreuzung *O. Lamarckiana-nanella*  $\times$  *cana* berichtet der Verf., daß sie zum weitaus größten Teil „*cana* mit der Zwergstatur der *O. nanella*“ lieferte. Hier wäre also der *cana*-Charakter im Pollen aktiv gewesen; nach freundlicher brieflicher Mitteilung von Herrn de Vries war aber zu der fraglichen Kreuzung ein anderes *cana*-Individuum verwendet worden, als zu den anderen Verbindungen. Wenn dieses Individuum sich im übrigen gleich verhält wie die Mutante *cana* sonst tut, so geht daraus hervor, daß die Heterogamie gegenüber dem heterozygotischen Charakter der *cana*-Sippen von unwesentlicher Bedeutung ist. — Aus der Kreuzung *cana*  $\times$  *nanella* gingen *cana* = *cano-velans-gaudens*, *Lamarckiana* = *velans-gaudens*, und wenige *cana* Zwerge, vielleicht *cano-gaudens-nanovelans* hervor, daß *nanella* = *gaudens-nanovelans* fehlt, ist nicht verständlich. — Die Kreuzung *cana*  $\times$  *rubrinervis* lieferte: *cana* = *canovelans-subvelans* (die Form dürfte mit der echten *cana* nicht identisch sein, sondern *subrobusta*-Charakter haben): *subrobusta* = *velans-subvelans*: *Lamarckiana* = *gaudens-velans*: die Verbindungen *velans-paenevelans* und *canovelans-paenevelans* müssen als taube Samen vorliegen wie in der Kreuzung *cana*  $\times$  *Lamarckiana* die Verbindung mit *velans* ♂.

Das züchterische Verhalten der *mut. lata* ist ohne weiteres verständlich, wenn wir es mit der 15-Zahl der Chromosomen in Verbindung bringen. Die *lata* ist einmal im selben Sinn heterozygotisch wie die typische *O. Lamarckiana*, insofern sie aus den Komplexen *gaudens* und *velans* besteht. Wenn wir aber die Stammform als Monohybride ansehen, so stellt sich *lata* als Dihybride dar, weil sie das unpaare fünfzehnte Chromosom besitzt, das sich entweder dem *velans*- oder dem *gaudens*-Komplex angliedern muß, wodurch der betr. Komplex eben den *lata*-Charakter zugeleitet erhält. Wie hier die viererlei Keimzellen entstehen, ist also befriedigend erklärt. Ob die übrigen „dimorphen Mutanten“ denselben Chromosomenmechanismus besitzen, darüber sagt der Verf. nichts; bemerkenswert ist allerdings, daß *cana* und *liquida*

vorzugsweise aus *lata* hervorgingen, *Lactuca* überhaupt nur eine Form von *lata* zu sein scheint. Und von *scintillans* hat Hance mitgeteilt (zitiert nach Lotsy), daß sie tatsächlich 15 Chromosomen besitzt. Nötig ist aber ein unpaariges Chromosom für das Zustandekommen der Spaltung keineswegs. Es genügt an die rotnervigen *Lamarckiana*-Stämme zu erinnern, die im Rotnervenfaktor immer heterozygotisch sind und typische weißnervige *Lamarckiana* abspalten, weil alle in bezug auf die Rotnervigkeit homozygotischen Embryonen früh sterben, und bei denen das Gen für Nervenfarbe augenscheinlich in der für mendelnde Grundunterschiede gewöhnlichen Weise vererbt wird, ohne daß optisch wahrnehmbare Differenzen zwischen den beiderlei Chromosomensätzen auftreten.

O. Renner.

de Vries, H. Über monohybride Mutationen. Biol. Centralbl. 1917, Bd. 37, S. 139—148.

de Vries, H. Mutations of *Oenothera suaveolens* Desf. Genetics 1918, vol. 3, p. 1—26. Mit 4 Textfiguren (Habitusbildern).

Unter monohybriden Mutationen versteht der Verf. solche, deren Hauptcharakter bei Kreuzungen mit anderen Sippen sich wie ein einfacher mendelnder Grundunterschied verhält. Hierher gehört vor allem das Zwergmerkmal der *nanella*-Typen, das in der ersten Bastardgeneration meist rezessiv ist und in der  $F_2$  bei  $25\frac{0}{10}$  der Nachkommenschaft zum Vorschein kommt. Über die Konstitution der *O. Lamarckiana* mut. *nanella* hat der Ref. sich in dieser Zeitschrift (1917, Bd. 18, S. 260) schon ausführlich geäußert. Das Ergebnis der Kreuzungen von *O. nanella* mit *O. suaveolens*, dessen Schilderung den Inhalt der ersten Mitteilung zur Hauptsache ausmacht, soll im Zusammenhang mit den übrigen Erfahrungen über die *suaveolens*-Kreuzungen erwähnt werden.

Die *Oenothera suaveolens*, die der Verf. vor einigen Jahren aus dem Forst von Fontainebleau in Kultur genommen hat, hat ihm bis jetzt ein halbes Dutzend Mutanten gebracht: 1. *apetala*, meist ohne Kronblätter in den Blüten, niedrig, schmalblättrig; 2. *lata*, in der niedrigen Statur, der Breite der Blätter, der Kürze und Dicke der Früchte, der Chromosomenzahl (15) ganz der *lata* aus *O. Lamarckiana* entsprechend aber mit teilweise gutem Pollen; 3. *sulfurea*, mit hell schwefelgelben Blüten, eine Parallelmutation zu der bei *O. biennis* beobachteten Farbvarietät; 4. *lutescens*, mit besonders in der Jugend gelblichgrünem Laub; 5. *fastigiata*, mit steil aufgerichteten Seitenästen; 6. *jaculatrix*, niedrig, schwach, kleinblütig, sehr schmalblättrig.

Die Mutante *sulfurea* ist bei Selbstbefruchtung konstant, bei Kreuzung mit *suaveolens* ♂ liefert sie *suaveolens*, aus der reziproken Verbindung *suaveolens* × *sulfurea* geht *sulfurea* hervor. Der Verf. schließt daraus, daß das *sulfurea*-Merkmal in den Eizellen aber nicht im Pollen vererbt wird. Der Ref. möchte das Ergebnis etwas anders deuten: die Mutation hat den *flavens*-Komplex der *suaveolens* (vgl. „Gametische Konstitution“, diese Zeitschr. Bd. 18, S. 235) betroffen, die Konstitution der Mutante ist (*sulfo-flavens*, *albicans*) ♀ • *sulfo-flavens* ♂. Bei Selbstbestäubung entsteht als Heterozygote die *sulfurea*; bei Kreuzung mit *O. suaveolens* ♂ ist lebensfähig nur *albicans* • *flavens* = *suaveolens*, bei Kreuzung mit *suaveolens* ♀ bleibt nur *albicans* • *sulfoflavens* = *sulfurea* am Leben: *flavens* • *sulfoflavens* ist in beiden Kreuzungen wohl in Form tauber Samen vorhanden, wie nach Selbstbefruchtung *sulfoflavens* • *sulfoflavens*. — Die parallele Mutation *biennis-sulfurea* verhält sich nach früheren Mitteilungen des Verf.



ganz analog und hat wohl auch eine analoge Konstitution, nämlich *albicans* • *sulfo-rubens*.

Die Mutante *fastigiata* spaltet bei Selbstbefruchtung keine *suaveolens*, wohl aber *jaculatrix* und *lutescens* ab. Bei Kreuzung mit *suaveolens* entstehen *fastigiata*, *jaculatrix* und *lutescens*, bei Kreuzung mit *suaveolens* dagegen fast lauter *suaveolens*, keine *fastigiata*, wenig *jaculatrix* und *lutescens*. Die für die Mutante bezeichnenden Charaktere sollen nach dem Verf. wieder in den Eizellen, nicht im Pollen übermittelt werden. Der Ref. möchte die Deutung schärfer fassen: die Mutation hat den Eizellenkomplex *albicans* betroffen, *flavens* dürfte, wie durch geeignete Kreuzungen zu zeigen wäre, in den Eizellen ebensowenig verändert sein wie im Pollen.

Die Mutante *jaculatrix* verhält sich bei Selbstbestäubung ganz ähnlich wie *fastigiata*, sie liefert *jaculatrix*, *fastigiata* und *lutescens*. Zwischen *fastigiata* und *jaculatrix* scheint ein naher Zusammenhang zu bestehen: in der ersten Jugend sollen beide Formen auch kaum unterscheidbar sein. Kreuzungen mit anderen Typen sind nicht gelungen.

Die Mutante *lata* liefert mit dem eigenen Pollen die gleiche Nachkommenschaft, wie mit dem der Stammform *O. suaveolens*. Es entstehen etwa 50% gewöhnliche *suaveolens*, 25% *lata*, 25% *lutescens*. Das ist wohl so zu deuten: im Pollen der *lata* ist nur *flavens* aktiv, in den Samenanlagen *albicans*, *lato-albicans* (mit dem überzähligen Chromosomen) und *flavens*; Embryosäcke von der Konstitution *lato-flavens* (*flavens* mit einem achten Chromosom) sind vielleicht nicht funktionsfähig. Auffällig ist der sehr hohe Prozentsatz an *lutescens*, doch können die so glatt erscheinenden Zahlenverhältnisse nicht erörtert werden.

Die interessanteste der sechs Mutanten ist wohl die *lutescens*, insofern als sie, wie der Ref. aus eigener Anschauung weiß, einen Phänotypus zur Schau trägt, wie man ihn von einer homozygotischen *flavens*-Sippe erwarten möchte. Die Beobachtungen, die der Verf. an ihr gemacht hat, sprechen nicht gegen die Annahme einer solchen Konstitution, und daß sie aus den anderen Mutanten, denen ja der isogame *flavens*-Komplex ebenso zukommt wie der Stammform, bei Selbstbefruchtung wie bei Kreuzung mit *O. suaveolens* zu gewinnen ist, verträgt sich ebenfalls mit der ausgesprochenen Vermutung. Bei Selbstbestäubung ist die *mut. lutescens* konstant, statt andere Mutantentypen abzuspalten, doch scheint sie wenige keimkräftige Samen zu liefern. Die Kreuzung *lutescens* × *suaveolens* gibt nur blaßgrüne Nachkommenschaft, also *lutescens* = *flavens* • *flavens*, wieder in geringer Zahl: die reziproke Verbindung liefert zur Hauptsache dunkelgrüne Sämlinge, also *suaveolens* = *albicans* • *flavens*, wenig *lutescens*. Wenn der Verf. der Meinung ist, daß die sichtbaren Eigenschaften der *lutescens* durch die Eizellen übertragen werden, so gilt das zwar für die Kreuzungen mit *O. suaveolens* — und auch hier nicht streng, wie das Auftreten von *lutescens* in der Kreuzung *suaveolens* • *lutescens* zeigt —, doch ist der Ref. der Ansicht, daß Eizellen und Pollen der gelblichen Mutante sich in ihrem Erbgut überhaupt nicht oder nicht wesentlich unterscheiden. Ob der Unterschied zwischen den früh, schon im Samen sterbenden und den sich bis zur Blühreife entwickelnden Embryonen von der Konstitution *flavens* • *flavens* genotypischer Art ist oder aber durch physiologische Zufälle bedingt wird, also eine Erscheinung der fluktuierenden Variabilität darstellt, muß noch geklärt werden: die geringe Fruchtbarkeit der Sippe mit dem eigenen Pollen wie mit dem der Stammform spricht für die zweite Möglichkeit. *O. suaveolens* wäre dann der *O. grandiflora* sehr ähnlich, bei der die Homozygoten (*ochracea*) nur in größerer Zahl lebensfähig sind. Doch ist auch denkbar, daß die lebensfähige *lutescens*

dann entsteht, wenn *flavens* mit einem einigermaßen abgeänderten *flavens*-Komplex zusammentrifft, daß sie also noch nicht ganz homozygotisch ist; oder daß beide zusammentretenden *flavens*-Gameten im gleichen oder in verschiedenem Sinn abgeändert sein müssen, wenn sie sich zur Bildung von *lutescens* geeignet erweisen sollen.

Die Mutante *lutescens* spielt nun in der Schilderung der Kreuzungen, die der Verf. mit *O. suaveolens* ausgeführt hat, eine große Rolle. Doch ist von vornherein klar, daß eine *lutescens*-artige Form, wenn sie durch Kreuzung der *O. suaveolens* mit einer anderen Art in der  $F_1$  gewonnen ist, auf keinen Fall dieselbe Konstitution haben kann, wie eine aus selbstbefruchteter *suaveolens* hervorgegangene; nur die Kreuzungen der *O. suaveolens* mit ihren mutierten Abkömmlingen können in der  $F_1$  echte *lutescens* liefern, und ebenso die  $F_2$ -Generationen beliebiger *flavens*-Bastarde. Der Verf. führt das Auftreten von *lutescens*-Typen immer auf mutierte *suaveolens*-Keimzellen zurück; der Ref. ist der Meinung, daß es sich um nichts anderes als um *flavens*-Verbindungen handelt. Die meisten Kreuzungen, über die der Verf. berichtet, hat der Ref. ebenfalls schon beschrieben, und es bleibt nur noch übrig, die scheinbaren Widersprüche zwischen den beiden Darstellungen aufzuzeigen und zu erklären. Das *suaveolens*-Material ist in beiden Versuchsreihen von gleicher Herkunft, denn Herr Prof. de Vries hat dem Ref. eine Probe der bei Paris gesammelten Samen in entgegenkommendster Weise überlassen, als er eben selber mit der Art zu experimentieren begann.

Die Kreuzung *O. biennis*  $\times$  *suaveolens* liefert dem Verf. einen einzigen intermediären Bastard vom *conica*-Typus. Es ist der vom Ref. (Gam. Konst. S. 235) als *suavis* bezeichnete und in seinen Kulturen von *suaveolens* kaum unterscheidbare Zwilling. Der zweite, als *flava* beschriebene Zwilling ist in den Versuchen des Verf. nicht aufgetreten, weil die Amsterdamer *biennis*-Rasse augenscheinlich keine *rubens*-Eizellen besitzt.

Besser ist die Übereinstimmung der Befunde bei der Kreuzung *O. suaveolens*  $\times$  *biennis*. Es tritt eine dunkelgrüne, sehr kräftige, von *biennis* kaum zu unterscheidende Form auf (*albicans*  $\cdot$  *rubens*) und eine gelbliche „*lutescens*“, identisch mit der *flava* des Ref. (*flavens*  $\cdot$  *rubens*). Die Ähnlichkeit zwischen *flava* und echter *lutescens* ist sehr groß — der Hauptunterschied liegt in der vom Ref. nicht beachteten Nervenfarbe, und zudem ist die Rotnervigkeit der *flava* auch recht wenig ausgeprägt —: das beruht einmal darauf, daß die *flavens*-Charaktere in allen Verbindungen große Durchschlagskraft zeigen, und zum zweiten auf der verhältnismäßig großen Ähnlichkeit zwischen *flavens* und *rubens*, die auch in anderen Kreuzungen zum Ausdruck kommt. Der Prozentsatz der „*lutescens*“ ist in den Protokollen des Verf. auffallend niedrig (4 von 66, also 6%<sub>0</sub>): entweder ist bei Verwendung der Amsterdamer *O. biennis* die *flava* zum großen Teil nicht einmal keimfähig, oder die Keimpflanzen sind erst ausgezählt worden, als die schwachen *flava*-Sämlinge größtenteils eingegangen waren. Der Ref. hat viermal so viel *flava* als *biennis* gefunden, es kann also keine Rede davon sein, daß die „*lutescens*“ auf mutierte *suaveolens*-Keimzellen zurückgeht.

Die Verbindung *O. syrticola*. (= *muricata*)  $\times$  *suaveolens* gibt einen intermediären Bastard *rigens*  $\cdot$  *flavens*; der Ref. hat dieselbe Erfahrung gemacht (vgl. Flora 1918, Bd. 111). Bei Selbstbefruchtung wird viel (echte) *lutescens* = *flavens*  $\cdot$  *flavens* abgespalten. Die reziproke Kreuzung *suaveolens*  $\times$  *syrticola* liefert, wie in dem Versuch des Ref. (a. a. O. 1918), viele früh sterbende Keimlinge und was überlebt, ist *albicans*  $\cdot$  *curvens* = *albigracilis* (früher *bienni-gracilis* genannt), die in Amsterdam noch schwächlicher ausgefallen zu sein scheint als in Ulm.

*O. Lamareckiana*  $\times$  *suavecolens*. Der Verf. erhält einen intermediären Bastard, den er als *lacta* anspricht, und „*lutescens*“. Dasselbe Ergebnis hat die Kreuzung *Lamareckiana-nanella*  $\times$  *suavecolens*, und hier spaltet die in  $F_2$  hochwüchsige „*lacta*“ in  $F_2$  Zwerge ab. Nach allem, was über die *nanella*-Bastarde bekannt ist, muß die „*lacta*“ in Wirklichkeit eine *velans*-Verbindung sein, also das, was der Ref. (Gamet. Konst. S. 183, 273) als *suavi-velutina* bezeichnet hat; die Form hat die Konstitution *velans-flavens* bzw. *nanovelans-flavens*, und die Zwerge der  $F_2$  sind *nanovelans-nanoflavens*. In der Fig. 4, die der Verf. von seiner „*lacta*“ gibt, sind die für die *velutinae* charakteristischen dicken Früchte und zurückgekrümmten Brakteen so deutlich wie nur zu wünschen. Einen der wichtigsten und auffälligsten Charaktere der *velutinae*, den der Verf. freilich fast immer unbeachtet läßt, die Rotfärbung der Kelchzipfel und der Haarbasen, muß man allerdings am lebenden Material sehen. — Was der Verf. *lutescens* nennt, ist nichts anderes als der zugehörige Zwilling *suavi-lacta* = *gaudens-flavens*. Die Häufigkeit der „*lutescens*“ beträgt bis zu 22%, gegenüber 1–5% bei selbstbefruchteter *suavecolens*. Daß die *lacta* viel weniger zahlreich ist als die *velutina*, stimmt mit allen übrigen Erfahrungen des Verf. überein, aus denen der Ref. den Schluß gezogen hat, daß die Amsterdamer *O. Lamareckiana* etwa 3–4 mal so viele taugliche *velans*-als *gaudens*-Samenanlagen hat. Die *suavi-lacta* hat auch in den Kulturen des Ref. in der Jugend oft gelbliches Laub gehabt, und wenn sie schwächlich ist, sieht sie der *flava* = *rubens-flavens* und damit auch der echten *lutescens* recht ähnlich. Die aus *nanella* gewonnene *suavi-lacta* spaltet wie zu erwarten in  $F_2$  keine Zwerge ab. In anderen Charakteren treten, im Gegensatz zum Verhalten der echten *lutescens*, Spaltungserscheinungen auf: es soll starke Variabilität vorhanden sein, vor allem ist echte *lutescens* zu erwarten, die der Verf. aber nicht unterschieden hat. In der  $F_2$  der „*lacta*“, = *suavi-velutina* ist *lutescens* beobachtet worden.

*O. suavecolens*  $\times$  *Lamareckiana* und  $\times$  *Lamareckiana-nanella*. Es entstehen einmal dieselben Formen „*lacta*“ = *suavi-velutina* und „*lutescens*“ = *suavi-lacta* wie in den reziproken Kreuzungen, beide auch mit denselben Eigenschaften der  $F_2$ , außerdem aber eine „*velutina*“, die nach der Schilderung und nach der Fig. 4 *albicans-velans* = *albi-velutina* (früher *bienni-velutina*) ist. Die vierte vom Ref. gefundene Form *albicans-gaudens* = *albi-lacta* (früher *bienni-lacta*) ist dem Verf. nicht zu Gesicht gekommen. Jedenfalls sind wie gewöhnlich die *gaudens*-Pollenschläuche seltener zur Befruchtung gelangt als die *velans*-Schläuche, — denn die „*lacta*“ war viel zahlreicher (58 und 67%) als die „*lutescens*“ (21 und 12%) —, und da schon die *albi-velutina*, wegen der geringen Zahl von *albicans*-Samenanlagen in der *O. suavecolens*, verhältnismäßig selten war (21 und 21%), ist das Fehlen der *albi-lacta* nicht zu auffällig. Die experimentellen Ergebnisse des Verf. stimmen also mit denen des Ref. im wesentlichen durchaus überein, wenn auch die Deutung abweicht.

O. Renner.

de Vries, H., Mass mutations and twin hybrids of *Oenothera grandiflora* Ait. Bot. Gaz. 1918, vol. 65, p. 377–422. Mit 6 Textfiguren (Habitusbildern).

de Vries, H., Phylogenetische und gruppenweise Artbildung. Flora 1918, Bd. 111 (Stahlfestschrift), S. 208–226.

Über *O. grandiflora* aus Alabama hat der Verf. schon an verschiedenen Stellen kurze Mitteilungen gemacht, aus denen vor allem hervorgeht, daß



die Art isogam-heterozygotisch ist, und daß der eine Anlagenkomplex, der mit *o* bezeichnet sein soll, homozygotisch lebensfähig ist, während der andere, *g*, homozygotisch nicht verwirklicht werden kann. Denn die Art spaltet bei Selbstbefruchtung dauernd etwa  $\frac{1}{3}$  *ochracea* = *o*·*o* ab,  $\frac{2}{3}$  der Nachkommen-schaft reproduzieren die *grandiflora* als *g*·*o* oder als *o*·*g*, und die zweite homozygotische Kombination *g*·*g* tritt in tauben Samen auf, die  $\frac{1}{4}$  der ganzen Ernte ausmachen. Die *ochracea* ist gelblichgrün, breitblättrig, und größtenteils so schwächlich, daß die Sämlinge oft zur Hälfte schon in den Keimschalen absterben, die verhängnisvolle Wirkung der Homozygotie fehlt also auch hier nicht ganz. Die Kreuzungen mit verschiedenen Arten, die der Verf. nun beschreibt, bestätigen die Annahme, die er von der Konstitution der Art gemacht hat, nach allen Richtungen.

Bei Kreuzung der *O. grandiflora* mit *O. biennis*, *syrticola* (= *muricata*), *suaveolens* ♀, mit *Cockerelli* und *Hookeri* ♀ und ♂, mit *biennis-Chicago* ♂ treten in  $F_1$  Zwillingbastarde auf, die der Verf. als *laeta* und *velutina* unterscheidet. Die breitblättrige, etwas gelbliche *laeta* ist jeweils die *o*-Verbindung, die schmalblättrige *velutina* die *g*-Kombination. Das wird zur Gewißheit durch die Beobachtung, daß die *ochracea*, wenn sie in den betreffenden Kreuzungen statt der *grandiflora* verwendet wird, nur *laeta* liefert, und daß die *laeta*-Bastarde mitunter, die *velutinae* niemals bei Selbstbefruchtung *ochracea* abspalten. Die beiden aus *O. Cockerelli* auf reziproken Wegen gewonnenen *laetae* sollen in  $F_2$  *velutina* abspalten, während die übrigen *laeta*-Bastarde wie alle *velutinae* konstant sind. Der Ref. hält die Entstehung von *velutina* aus *laeta* für unmöglich. Die fraglichen schmalblättrigen Typen könnten eher *Cockerelli* sein, wenn diese Art wirklich homozygotisch wäre. Da sie es nicht ist, müssen irgendwelche Neukombinationen vorliegen. In der Kreuzung *suaveolens* × *grandiflora* entsteht neben *laeta* = *albicans*·*o* und *velutina* = *albicans*·*g* noch eine gelbliche schwache Form, wohl *flavens*·*o*; der vierte zu erwartende Typus, *flavens*·*g*, ist nicht beobachtet. Dagegen ist diese Kombination in der Kreuzung *grandiflora* × *suaveolens*, also als *g*·*flavens*, in Form dunkelgrüner Pflanzen neben der gelblichen, *ochracea*-artigen Verbindung *o*·*flavens* aufgezogen worden.

*O. grandiflora* × *biennis* gibt Zwillinge, nämlich eine *biennis*-ähnliche Form *g*·*rubens* und einen *ochracea*-ähnlichen Typus *o*·*rubens*; die erste ist bei Selbstbestäubung konstant, der zweite scheint *o*·*o* = *ochracea* abzuspalten. — Aus der Kreuzung *O. grandiflora* × *muricata* gehen ein *gracilis*-Bastard, vielleicht *g*·*curvans*, und gelbe früh sterbende Sämlinge, vielleicht *o*·*curvans*, hervor; der Verf. selber sieht allerdings in den Schwächlingen keine besondere Klasse, sondern nur extreme Minusvarianten eines nie besonders kräftigen Typus, in dem die Charaktere des Vaters so sehr dominieren, daß die *g*- und die *o*-Verbindung sich äußerlich nicht voneinander unterscheiden.

Aus der Kreuzung *O. ochracea* × *Lamareckiana* und reziprok entstehen die Zwillinge *ovata* = *o*·*elans* mit braunrotem Kelch und *lutea* = *o*·*gaudens* mit gelblichgrünem Laub und blassem Kelch, beide breitblättrig. Die Kreuzungen der *O. Lamareckiana* mit *O. grandiflora* bringen außer *ovata* und *lutea* noch *brunnea* = *g*·*velans* mit braun überlaufenem Stamm und Laub und *contraria* = *g*·*gaudens* mit gelblichem Kelch hervor, beide, besonders die *brunnea*, schmalblättrig. Der Verf. sieht in der etwas seltenen *contraria* nicht eine zu erwartende Zwillingsschwester der *brunnea*, sondern eine der *oblonga* entsprechende Mutante, führt sie also auf mutierte *Lamareckiana*-Keimzellen zurück. Er muß deshalb die Dreizahl der Bastardformen auf eine sehr künstliche Weise erklären: die *g*-Gameten der *grandiflora* sollen mit *elans*

der *Lamarckiana* die *brunnea*, mit *gaudens* die *ovata* erzeugen, die o-Gameten sollen mit *velans* die *lutea* und mit *gaudens*, ebenso wie die g-Gameten, *ovata* hervorbringen. Auf diese Konstruktion ist der Verf. durch das Zahlenverhältnis  $ovata : lutea : brunnea = 2 : 1 : 1$  geführt worden; doch wird es immer klarer, daß bei Önotherenkreuzungen auf solche Zahlenverhältnisse nicht viel zu geben ist. Der Ref. kann die Deutung des Verf. nicht annehmen, weil die Verbindung  $o \cdot gaudens$  keinesfalls, die Kombination  $g \cdot gaudens$  schwerlich eine so stark pigmentierte Form wie *ovata* ergeben kann, und weil es ebenso unwahrscheinlich ist, daß die pigmentlose *lutea* eine *velans*-Verbindung sein soll. Es rächt sich hier wieder wie bei der Deutung der *suaecolens*-Bastarde, daß der Verf. der Anthokyanbildung so wenig Beachtung schenkt. Über das Verhalten der aus *O. Lamarckiana-nanella* gewonnenen Bastarde in der  $F_2$  wird auffallenderweise nichts mitgeteilt, was zur weiteren Stützung der versuchten Deutung zu brauchen wäre: die *ovata* sollte nämlich als *nanovelans*-Verbindung Zwerge abspalten, die *lutea* nicht. Über andere Spaltungserscheinungen bei *ovata* und *lutea* wird berichtet; der vom Verf. mit R bezeichnete Typus, durch das Fehlen von Blattrosetten vor dem Schießen der Stengel ausgezeichnet, entspricht vielleicht der *ochracea*, über die Typen T und L ist kein Urteil zu gewinnen.

Die Zwillinge, die aus der Kreuzung *O. biennis* Chicago  $\times$  *grandiflora* hervorgehen, sind von den Produkten der reziproken Kreuzung, *laeta* und *velutina*, weit verschieden, so daß der Verf. sie *densa* und *laxa* nennt, wie die entsprechenden Bastarde aus *biennis* Chicago  $\times$  *Lamarckiana*. Die breiterblättrige *densa* ist die o-, die *laxa* die g-Verbindung. Daß sich *densa* von *laeta* und *laxa* von *velutina* unterscheiden, rührt von der ausgeprägten Heterogamie der *O. biennis*-Chicago her.

Besonders wichtig scheint dem Ref. die Tatsache, daß aus zahlreichen Verbindungen des o-Komplexes keine *ochracea* herauspaltet. Die Erfahrung weist darauf hin, daß ein homozygotisch lebensfähiger Komplex durch Verbindung mit anderen Komplexen in einen derartigen Zustand versetzt werden kann, daß er die Fähigkeit homozygotischer Existenz verliert. Ob es sich dabei um Plasmawirkung handelt?

Über den Modus des Zustandekommens der Zwillinge- bzw. Vierlingsbastarde und der Abspaltung der homozygotischen *ochracea* aus *O. grandiflora* besteht keine Unklarheit mehr, und wie man den Vorgang benennt, ist deshalb von untergeordneter Bedeutung. Der Verf. nennt ihn in der englisch geschriebenen Arbeit, und ebenso auch in dieser Zeitschrift, Bd. 19, S. 31, noch „sekundäre Massenmutation“, doch scheint er neuerdings zu der Überzeugung gekommen zu sein, daß hier eben kein Rest mehr von dem übrig ist, was hergebrachter Weise unter Mutation verstanden wird. Denn er schreibt (Flora S. 222), es genüge nun „eine einmalige anfängliche Mutation in *ochracea* anzunehmen“, und gibt zu, die *O. grandiflora* „spalte sich nach Selbstbefruchtung dem Mendelschen Gesetze entsprechend, in drei Typen“. Um von der hypothetischen homozygotischen Art  $g \cdot g$  zu der jetzigen *O. grandiflora*  $= g \cdot o$  zu kommen, führt der Verf. noch eine zweite Mutation ein, die den g-Komplex mit einem „letal Faktor“ ausstattete; eine Mutation dieser Art nennt er „innere“ oder „latente“ Mutation, weil sie nur in der Produktion tauber Samen anstelle lebensfähiger Homozygoten zum Ausdruck kommt. Statt einer Änderung beider Komplexe könnte man aber ebensovot annehmen, o sei der ursprüngliche und g ein mehrfach mutierter Komplex. Nur mit dieser Auffassung würde sich der Satz vertragen, daß bei *O. Lamarckiana* vielleicht „die Differenzierung in typische und *Velutina*-Gameten älter ist als die Art selbst, da sie ja auch bei *O. grandiflora* vorkommt“.



(Flora S. 225). In Wirklichkeit ist eben gar kein Anhaltspunkt vorhanden, weder für *O. grandiflora*, noch für *O. Lamareckiana*, welcher Komplex der ursprüngliche und welcher der durch Mutation abgeleitete sein soll. Für *O. Lamareckiana* wäre die getroffene Festsetzung vor allem im Hinblick auf das Dominieren der vom *velans*-Komplex vererbten Anthokyanbildung zu erörtern und zu begründen.

Was die Benennung der haploiden Komplexe betrifft, so schreibt der Verf. (Flora S. 224): „Die beiden Arten von Gameten — der *O. Lamareckiana* — nennt Renner *gaudens* und *velans*: zweckmäßiger können wir sie als typische und *Velutina*-Gameten bezeichnen“. Dem möchte der Ref., da die Berechtigung des „typisch“ schon diskutiert ist, nur noch das eine entgegenhalten: die „*Velutina*-Gameten“ liefern nach der Nomenklatur des Verf. nicht bloß *velutina*, sondern auch *laxa*, *ovata* und *brunnea*, und umgekehrt werden *velutina*-Bastarde nicht bloß von „*velutina*“, sondern auch von „*grandiflora*“-Gameten hervorgebracht. Nennt man aber die *velutina*-erzeugenden Keimzellen der *O. grandiflora* auch *velutina*, so gibt die Verbindung der beiden *velutina*-Keimzellen, von denen die eine der *O. Lamareckiana*, die andere der *O. grandiflora* entstammt, einen nicht *velutina*, sondern *brunnea* benannten Bastard, während die homozygotische *Lamareckiana*-Mutante, die nur *velutina*-Gameten besitzt, den Namen *velutina* führt (diese Zeitschrift, Bd. 19, S. 1). „*Velutina*“ ist also in der Nomenklatur des Verf. die Benennung 1.) zweier verschiedener haploider Komplexe; 2.) der von diesen Komplexen abgeleiteten Bastardverbindungen; 3.) einer homozygotischen Sippe.

An Mutanten hat der Verf. aus *O. grandiflora* hervorgehen sehen; *gigas* mit 28 Chromosomen, meist vierlappigen Pollenkörnern, großen Samen und den übrigen Charakteren der Riesenformen; *semigigas*, steril geblieben; endlich *lorea*, mit schmalen riemenförmigen Blättern. Diese *mut. lorea* ist bei Selbstbefruchtung konstant und liefert bei Kreuzung mit *grandiflora* ♂ und mit *ochracea* ♀ und ♂ sehr wenig *lorea*, fast nur *grandiflora* und *ochracea*. Auch über Kreuzungen der *lorea* mit anderen Arten wird berichtet, doch ist ein sicheres Urteil über die Konstitution der Mutante vorerst nicht zu gewinnen.

O. Renner.

Kajanus, B. Über eine Kreuzung zwischen zwei Typen von Sommerweizen. Bot. Not. 1918. S. 245—247.

Der Verf. berichtet über eine Kreuzung zwischen den beiden Weizensorten *Marzuolo americano* und Perlsommerweizen. Die Verbindung war Perl ♀ × *Marzuolo* ♂. *Marzuolo* hat begrannnte Ähren und stark rote Öhrchen an der Basis der Blattspreite, während Perlsommerweizen unbegrannnte Ähren und weiße bis rötliche Blattöhrchen hat. Die fünf F<sub>1</sub>-Pflanzen hatten alle unbegrannnte Ähren und mehr oder weniger stark rote Blattöhrchen. In F<sub>2</sub> wurde sowohl in bezug auf die Begrannung als in bezug auf die Farbe der Blattöhrchen einfache Mendelspaltung erhalten. Es war also das gewöhnliche Hemmungsgen für Begrannung bei Perlsommerweizen und ein Gen für rote Farbe der Blattöhrchen bei *Marzuolo americano* vorhanden. Auch in F<sub>3</sub> entsprachen die Resultate der Erwartung.

H. Rasmuson, Hilleslög, Landskrona.

Dahlgren, K. V. O. Erblchkeitsversuche mit einer dekandrischen Capsella Bursa Pastoris (L.). Svensk Bot. Tidskrift XIII, 1919, S. 48—60.

Von Capsella kommen zwei verschiedene apetalen Typen vor. Bei dem einen fehlen die Kronenblätter, ihre Anlagen sind aber in Stamina ver-



wandelt. Bei dem anderen Typus fehlen die Kronenblätter ebenfalls, sind aber auch nicht durch extra Staubblätter vertreten. Außerdem hat der Verf. gefunden, daß Pflanzen, die vor kurzem aus dem Freien in Töpfe eingepflanzt worden sind, zuweilen zuerst Blüten ohne oder mit rudimentären Kronenblättern oder Staubfäden entwickeln. Auch sonst können solche Blüten, die nicht selten rein apetal weiblich sind, bei gewöhnlichen Pflanzen vorkommen. Diese Formen sind aber nur Modifikationen, wahrscheinlich durch schlechte Ernährungsverhältnisse hervorgerufen.

Eine dekadrische apetale Form ist im botanischen Garten zu Uppsala vorhanden und diese Form hat der Verf. drei Jahre hindurch gezüchtet und völlig konstant gefunden. Er hat sie auch mit normalblütigen Formen gekreuzt. Es wurden die folgenden Kreuzungen ausgeführt: *apetala* ♀ × *collina* ♂, *apetala* ♀ × *emarginata* ♂, *emarginata* ♀ × *apetala* ♂ und *Heegeri* ♀ × *apetala* ♂. In allen Kreuzungen hatten die  $F_1$ -Pflanzen gewöhnlich kleine Kronenblätter oder Übergangsbildungen an der Stelle der ersten Staubfäden und trat in  $F_2$  eine Spaltung in drei Typen: normale, dekadrische und  $F_1$ -ähnliche, ein. Die Pflanzen der beiden letzten Typen, die voneinander schwer abzugrenzen waren, waren dreimal so viel wie die normalen. Die Spaltung war also monohybrid, und der Verf. nimmt bei der apetalen Form einen Faktor E an, der die Verwandlung der Kronenblätter in Staubblätter bedingt. Die Sache kann aber, wie er hervorhebt, auch so ausgedrückt werden, daß die kronentragenden Pflanzen einen Faktor haben, der homozygotisch die Umwandlung der Petalen in Staubblätter ganz verhindert.

Bei der Kreuzung *Heegeri* × *apetala* wurde in  $F_2$  auch eine Spaltung in bezug auf die Kapselform nach dem Verhältnis 15 : 1 beobachtet. Hier war also die Spaltung eigentlich trihybrid und die gefundenen Zahlen stimmten mit den nach dem Verhältnis 45 *apetale bursa pastoris* : 15 normale *bursa pastoris* : 3 *apetale Heegeri* : 1 normale *Heegeri* zu erwartenden gut überein. Interessant ist, daß wenn *Heegeri*-Pflanzen von *Cystopus* angegriffen sind sie nicht selten Früchte entwickeln, die dem gewöhnlichen dreieckigen Typus recht ähnlich sind, obgleich die *Heegeri*-Form rezessiv ist.

Mit einer *Capsella grandiflora* aus dem botanischen Garten wurden verschiedene Artkreuzungen ausgeführt. Wenn Samen entstanden, waren sie aber in der Regel sehr schlecht entwickelt oder keimten nicht. Bei der Kreuzung *grandiflora* × *apetala* wurden vier Pflanzen erhalten, von denen zwei, offenbar durch Selbstbefruchtung entstanden, typische *grandiflora* waren, eine nicht zur Blüte kam, die vierte aber möglicherweise ein Bastard war, da sie bedeutend kleinere Blüten als normal hatte. Sie bildete auch keine Schoten, sondern die Fruchtanlagen blieben unentwickelt. Spontane Bastarde von *grandiflora* sollen gefunden worden sein, bei denen auch die Anlagen der Schötchen meistens unentwickelt blieben.

H. Rasmuson, Hilleshög, Landskrona.

**Woltereck, Rich.** Variation und Artbildung. Analytische und experimentelle Untersuchungen an pelagischen Daphniden und anderen Cladoceren. Erster Teil: Morphologische, entwicklungsgeschichtliche und physiologische Variations-Analyse. Bern 1919. 145 S. mit 6 Taf. 55 Textfig.

Es ist eins der umstrittensten Probleme der modernen Vererbungslehre, wie bei der allgemein angenommenen Konstanz erblicher Eigenschaften eine Entstehung neuer Arten durch Umbildung möglich sei: ältere Versuche, durch

künstliche Eingriffe Artveränderung zu erzielen, hatten negative Resultate ergeben: die experimentelle Vererbungsforschung hatte gezeigt, daß auch bei variabel erscheinenden Formen durch Auslese extremer Varianten keine Verschiebung der Variationsbreite eintritt, daß vielmehr der Biotypus der Nachkommenschaft unverändert bleibt.

Zu diesem Problem gibt das vorliegende Buch Wolterecks neue Aufschlüsse, zu denen der Verf. auf Grund jahrelanger Studien an Daphniden gelangt ist, einem in mehrfacher Hinsicht hierfür günstigen Material. Einmal gestatten sie infolge ihrer parthenogenetischen Vermehrung die Züchtung reiner Linien, dann aber zeigte sich bei ihnen trotz großer Variabilität im einzelnen eine auffällige Konstanz lokaler Rassen, selbst bei veränderten Lebensbedingungen. Die Variabilität wieder zeigte sich sowohl als Lokalvariation wie als Temporal- (bei verschiedenen Generationen) und Altersvariation (bei den verschiedenen Häutungsstufen eines Tieres).

Die ersten ca. 14 Jahre zurückliegenden Versuche, dem Wesen der Variabilität nahe zu kommen, brachten keine Klarheit: beim Versuch, zwei Daphnienrassen, eine langköpfige aus reichlichen Ernährungsverhältnissen und eine kurzköpfige aus dürftigen, unter vertauschten Bedingungen zu züchten, ergab sich zwar eine gewisse Annäherung der Mittelwerte beider Rassen, doch keine Vertauschung derselben. Andererseits gelang es mehrfach, durch länger einwirkende veränderte Bedingungen eine Rassenänderung zu erzielen, die auch bei Rückversetzung in normale Verhältnisse noch durch mehrere Generationen anhält. Durch all diese Resultate wurde aber die Frage nach dem Wesen der Artänderung nicht geklärt, sondern nur mehr kompliziert: es erschien notwendig, zunächst einmal dem Mechanismus der Variabilität nachzugehen, ein bestimmtes Merkmal, wie z. B. die Helmlänge der Daphniden, nicht als etwas Gegebenes hinzunehmen, sondern zu untersuchen, wie es überhaupt zustande kommt, welches seine ontogenetischen und physiologischen Grundlagen sind. Das ist bei einer variablen Form um so schwieriger, als ein solches Merkmal nicht eine feststehende Größe ist: die Helmlänge einer Rasse ist abhängig von Milieu- und Zeitfaktoren, denen gegenüber sie bestimmte Reaktionskonstanten zeigt: die Gesamtheit dieser Konstanten bildet die Reaktionsnorm des betreffenden Merkmals, durch die es erst vollständig charakterisiert wird.

Die Aufgabe, die sich der Verf. gestellt hat, setzt sich daher folgendermaßen zusammen: Für eine Anzahl variabler Merkmale sind zu untersuchen 1. ihre Besonderheiten durch Vergleich nahe verwandter Formen sowie ihre Variationsbreite, 2. ihre somatischen Ursachen, ihre Morphogenese und Zellstruktur, 3. die physiologischen Bedingungen ihres Zustandekommens, ihre Funktion sowie ihre Reaktionskonstanten, 4. die äußeren Bedingungen, denen die variablen Organe und Eigenschaften angepaßt sind, und durch die sie indirekt wieder beeinflußt werden.

Jede Eigenschaft muß so erkannt werden als ein Vorgang resp. als Phase eines solchen. Erst nach so eingehender Kenntnis aller Bedingungen, durch die ein Merkmal zustande kommt, ist es möglich, dem Wesen der Artänderung selbst näher zu treten.

Es kann hier nur in groben Umrissen gezeigt werden, in welcher Weise der Verf. seine vielverzweigte Aufgabe gelöst hat: für alle Einzelheiten muß auf die Arbeit selbst verwiesen werden.

Als wesentliches Charakteristikum der Cladoceren gegenüber den Euphyllipoden, von den sie stammesgeschichtlich herzuleiten sind, ergibt sich eine auch bei Berücksichtigung ihrer geringeren Größe wesentlich geringere

Zellenzahl; dabei bleiben die Zellen selbst bei den Cladoceren größer als die entsprechenden von Branchiopodiden. Die Cladoceren sind also im Vergleich zu den Euphyllipoden oligocytär, infolge des früheren Aufhörens der Zellteilungen bleiben sie nicht nur kleiner, auch die Zahl der Segmente und Gliedmaßen ist reduziert; ihre Entwicklung ist früher abgeschlossen, daher werden sie früher geschlechtsreif. Hierin liegt wohl der wesentliche Nutzen der Teilungshemmung. Einen Schritt weiter in gleicher Richtung gehen die pelagischen Cladoceren im Vergleich zu den primitiveren litoralen; auch hier findet sich geringere Zellzahl und Körpergröße verbunden mit früherer Eiproduktion. Gleichzeitig aber zeigen diese pelagischen Cladoceren eine starke Variabilität bestimmter Körperregionen, die sich vorwiegend in der Ausbildung von Fortsätzen (Helm, Spina, Mucronen) äußert. Es können also trotz der Zellverminderung im allgemeinen einzelne Zellbezirke eine lokale Zellvermehrung zeigen. Es sind bei aller Formenmannigfaltigkeit stets dieselben zwei Methoden der Differenzierung wirksam: Zellteilungshemmung und Aufhebung derselben (Enthemmung), und zwar können beide sowohl proportional, den ganzen Körper betreffend wirken (allgemeine Verkleinerung resp. Riesenwuchs) wie disproportional (Ausbildung resp. Verkürzung von Fortsätzen).

Als physiologische Ursache der Gestaltbildung wurde in erster Linie der Binnendruck der Leibesflüssigkeit erkannt; auch der intrazelluläre Druck spielt eine Rolle beim Aufbau der Schale und ihrer Fortsätze: wird im Verlauf der Ontogenese die Zellteilung in der Schalenhypodermis in einer der beiden aufeinander senkrechten Teilungsrichtungen gehemmt, so entsteht durch alleinige Weiterteilung in der anderen Richtung die Spina. Als indirekt wirkende Ursache der Gestaltung ist ferner die Bewegungsart und -richtung anzusehen: die Fortsätze dienen nämlich als Steuer, durch die die ursprünglich schräg aufwärts gerichtete Schwimmbewegung in horizontale Bahn gelenkt und damit das Verbleiben innerhalb der „Nahrungszone“ gewährleistet wird. Da hierbei schon kleine Varianten nützlich sein können, so ist bei der starken Vermehrung und entsprechend hohen Vernichtungsziffer sowie der starken individuellen Variabilität eine Selektionswirkung sehr wohl möglich, vorausgesetzt, daß unter den Varianten auch immer wieder erbliche sind. Daß dies tatsächlich der Fall ist, haben Züchtungsversuche mehrfach ergeben.

Es wird für eine Anzahl von Organen durch genaue Untersuchung ihrer Struktur und Entstehungsgeschichte festgestellt, daß all ihre Varianten stets durch die zwei Vorgänge der Zellteilungshemmung und Enthemmung entstehen. Doch ist in bezug auf den Mechanismus der Variation folgendes zu beachten.

Bei exogener (milieubedingter) Phaenovariation beruhen die Unterschiede der Varianten weniger auf Zahl und Anordnung der Zellen als auf ihrem Umfang; dieser ist abhängig vom Dehnungszustand der Hypodermis im Moment der Häutung, dieser wieder vom Überdruck der Leibesflüssigkeit: der Turgor wiederum schwankt je nach der chemischen Zusammensetzung des Blutes, die wieder bedingt ist durch Temperatur und Ernährung, also Milieufaktoren.

Die endogene (zyklische) Phaenovariation kommt prinzipiell anders zustande, nämlich durch Hemmungsverzögerung bestimmter Zellteilungen in bestimmten Generationen oder Häutungsstadien. Die gleiche Ursache wirkt auch bei den Genovariationen (erblichen Rassenunterschieden). Nur muß im Fall einer erblichen Hemmung oder Ent-



hemmung eine (den Phaenovarianten fehlende) Änderung der Reaktionskonstanten und dementsprechende Abänderung der Keimsubstanz vorausgegangen sein.

Jedes Merkmal ist demnach der Schlußeffekt einer Kette von Umsetzungen, die bei den verschiedenen Varianten früher oder später zum Abschluß kommt, gehemmt wird. Variabilität (Zustand) ist also Verschiebungsfähigkeit des Endprozesses einer merkmalbestimmenden Assimilationsreihe: Variation (Vorgang) ist Hemmungsverschiebung dieses Endprozesses.

In gleicher Weise, wie in diesem Bande die Analyse der Phaenovariationen einer ganzen Anzahl von Biotypen durchgeführt ist, verspricht der hoffentlich bald erscheinende zweite Band die Analyse der Entstehung erblicher Rasseverschiedenheiten.

O. Kuttner.

W. Winge. On the relation between number of chromosomes and number of types, in *Lathyrus* especially. *Journal of genetics*. Vol. VIII, p. 133 bis 138, pl. V, 1919.

Für den experimentellen Vererbungs-Forscher muß es im Hinblick auf die neueren Vorstellungen über die Lokalisation der Gene von besonderem Interesse sein, gerade die genetisch gut untersuchten Spezies auch karyologisch gut kennen zu lernen. Deshalb studierte Verf. den von der Batesonschen Schule so eingehend genetisch erforschten *Lathyrus odoratus*. Es ergaben sich hier 7 Haploid-Chromosomen, aber leider zeigten sich zwischen ihnen keinerlei morphologische konstante Unterschiede. Die gleiche Zahl wies auch *L. latifolius* auf. Bei dieser relativ niedrigen Zahl sind von vornherein viele Kopplungen von Genen zu erwarten und ja in der Tat auch bereits gefunden worden. Einen Austausch der Gene aber in der Diakinese, wie es die ursprüngliche von Janssens vertretene Lehre der „Chiasmatype“ verlangt, lehnt Verf. ab, und Ref. stimmt ihm hierin völlig bei. Es ist vielmehr weit aus wahrscheinlicher, daß eine solche gegenseitige Beeinflussung schon in früheren Prophasestadien der heterotypen Teilung erfolgt. G. Tischler.

Allen, Ch. E. A chromosome difference correlated with sex differences in *Sphaerocarpos*. *Science* N. S., Vol. 46, p. 466—467, 1917.

Allen, Ch. E. The basis of sex inheritance in *Sphaerocarpos*. *Proceed. Americ. Philos. Soc.*, Vol. 58, p. 289—316, 27 Fig., 1919.

Während seit langem für das Tierreich Beispiele bekannt sind, daß sich die beiden Geschlechter in bezug auf ihre Chromosomengarnituren morphologisch unterscheiden, haben wir für diöcische Pflanzen bisher nur das Postulat physiologisch differenter „Geschlechtschromosomen“. Jetzt hat Verf. bei dem Lebermoos *Sphaerocarpus* nun den ersten Fall aufgefunden, in dem neben den physiologischen auch morphologische Unterschiede zu beobachten sind. *Sph. Donnellii* nämlich hat zwar in beiden Haploidsätzen 8 Chromosomen, aber in denen der weiblichen Gametophyten ist eines dieser 8 viel länger und dicker als die anderen 7, welche geringere Verschiedenheiten unter sich aufweisen. Bei den männlichen Pflanzen liegt neben 7 annähernd gleichen ein recht kleines, das also wohl dem eben erwähnten großen ♀ Chromosom homolog ist. Durch die Reduktionsteilung des Sporophyten erfolgt die Trennung und demgemäß die Determinierung der Sporen in männliche und weibliche. Die alte Konstatierung von Strasburger für *Sph. Michellii* und *Sph. texanus* wurde vom Verf. jetzt auch für

*Sph. Donnellii* eingehend experimentell bestätigt und karyologisch erklärt. Mit einer einzigen (und dazu nicht absolut sicheren) Ausnahme wurden nie mehr als 2 ♂ oder 2 ♀ Pflanzen aus einer Sporentetrade aufgezogen.

Es ist somit wohl der exakte Beweis geliefert, daß *Sphaerocarpus Donnellii* dem sog. „Lygaeus“-Typus folgt. Und das ist hier besonders interessant, weil die ♂ und ♀ Gametophyten auch äußerlich im Gesamthabitus stark differieren. Verf. beschreibt dies im einzelnen näher, und Ref. möchte die Interessenten darauf nur verweisen.

G. Tischler.

Schacke, M. A. Miss. A chromosome difference between the sexes of *Sphaerocarpus texanus*. Science N. S., Vol. 49, p. 218—219, 1919.

Verf. fand bei genannter Spezies die gleichen Unterschiede zwischen den Chromosomensätzen der ♀ und ♂ Gametophyten wie Allen bei *Sph. Donnellii*. Das männliche Geschlechtschromosom war hier sogar fast kugelig; die übrigen Chromosomen unterschieden sich zwar untereinander an Länge, aber konstante Größenunterschiede konnten bisher nicht aufgefunden werden.

G. Tischler.

Sakamura, T. 1920. Experimentelle Studien über die Zell- und Kernteilung mit besonderer Rücksicht auf Form, Größe und Zahl der Chromosomen. Journal of the College of science Imp. Univ. Tokyo, Vol. 39, Art. 11; 221 pp., 7 Taf., 24 Fig.

Nach einigen „Vorl. Mitteil.“ legt uns Verf. in dieser Arbeit eine muster-gültige Studie über die Chromosomen bei *Vicia* vor. Wir hören zunächst, daß bei *Vicia pseudocracca* und *atropurpurea* die Diploidzahlen 14 resp. die Haploidzahlen 7 sind. Demgegenüber besitzen *Vicia Faba*, *V. Cracca*, *V. pseudo-orobus* und *sativa* nur 6 und *V. unijuga* 12. Von Verwandten haben *Lathyrus vernus* (vergl. auch Winge) und *Lens esculenta* 7 Haploidechromosomen, und die gleiche Zahl ist bekanntlich auch für *Pisum sativum* aufgefunden. Was aber des Verf. Arbeit so besonders interessant erscheinen läßt, ist der erste ernsthafte Versuch, die Chromosomen als aus kleineren Einheiten, Chromomeren, aufgebaut zu zeigen. Diese werden ja durch die Erklärungen der Morganschen Schule über das Zustandekommen des „crossing over“ neuerdings allgemein gefordert, aber sind seither noch nirgends wirklich festgestellt worden. Denn man konnte unmöglich die oft beschriebene „Perlstruktur“ der Chromosomen als Grundlage wählen, da ihre Existenz durchaus nicht einwandfrei zu beweisen, sondern möglicherweise durch die Fixierungsmittel zustande gekommen war. Verf. bewies denn auch, daß die tatsächlichen Grenzen der Chromomeren gar nicht damit zusammenhängen. Nur in besonders günstigen Fällen zeigen einige Chromosomen eine konstante Einschnürung an bestimmter Stelle. Und das ließ sich nicht nur bei einigen der genannten Leguminosen, vor allem bei *Vicia Faba*, sondern auch bei *Fritillaria*, *Scacale*, *Triticum*, *Aucuba* usw. konstatieren. Selbst die berühmt gewordenen „Satelliten“ Nawaschins und seiner Schule sind nichts anderes als solche relativ selbstständigen Abschnitte eines Chromosoms. Jedenfalls stehen sie den sonstigen Chromosomen nicht so weit gegenüber, als es zunächst den Anschein hatte.

Es scheint mehr oder weniger Zufall zu sein, ob die Chromomeren sich durch eine völlige oder teilweise Abschnürung als Sonderabschnitte markieren oder unserem Auge gar keine Grenze anzeigen. Aber von großem Interesse ist es, daß Verf. nun planmäßig durch Einwirkung äußerer Fak-

toren diese Grenzen deutlicher zu machen vermochte. Das Hauptmittel war die Behandlung der Gewebe mit Chloralhydrat, doch wurden daneben mit Erfolg auch andere Reizmittel (Benzindämpfe, Ätherisierung, Chloroformdämpfe, salzsaures Kokain usw. usw.) verwandt.

Das wird alles sehr eingehend beschrieben und ist im Original nachzusehen. Jedenfalls sind damit die anscheinenden „Querteilungen“ oder „Querkerben“ der Chromosomen, die die Haeckersche Schule seinerzeit beschrieb, genügend erklärt. Mit der „Tetradenbildung“ der Chromosomen bei der Reduktionsteilung haben sie also gar nichts zu tun — es müßte denn sein, daß auch manche der von den Zoologen gegebenen Bilder von „Vierergruppen“ mit end-to-end-Verklebung gleichfalls nicht die tatsächlichen Chromosomenpaarungen bedeuteten! Und hier werden die Zoologen wohl zunächst noch protestieren. Der Botaniker, der an eine Parasyndese glaubt, wird dagegen nach dem Verf. schon jetzt skeptischer sein. Eine sehr ausführliche Literaturdiskussion ist geeignet, auch den weniger Vertrauten in die hier aufgeworfenen Probleme einzuführen. Und ferner darf wohl mit Fug und Recht vom Verf. die Frage gestellt werden, ob die Fälle, in denen mehr Chromosomen gezählt werden, als zu erwarten sind, nicht einfach so erklärt werden dürfen, daß hier die Chromosomen gegen die Regel ihre Chromomeren voneinander gelockert haben. Das geschieht z. B. bei Röntgenbestrahlung, hoher Temperatur usw., wo man von einer „Zerstäubung“ der Chromosomen sprach, und das kann natürlich auch gelegentlich aus „inneren“ Gründen geschehen, wie z. B. in den von Lundegårdh untersuchten Fällen, in denen nur einzelne somatische Kerne deutlich einige überzählige Chromosomen aufwiesen.

Irgend eine wirkliche somatische Reduktion der Chromosomen im Sinne von Némec, die sich z. B. infolge der Syndiploidie bei Chloralisierung ergeben könnte, lehnt Verf. ebenso wie eine „unmotivierte“ Erhöhung ihrer Zahl ausdrücklich ab. Wenigstens sprechen keine cytologischen Bilder dafür. Ref. ist im allgemeinen der gleichen Ansicht, möchte aber zu erwägen geben, daß sie z. B. in Winklers Riesen-Formen von *Solanum* bestimmt irgendwo auftreten muß, da anscheinend diploide Zweige aus rein syndiploidem Gewebe hervorgehen können. Im übrigen werden vom Verf. die zahlreichen seit Némec bekannten Anomalien der Mitosen infolge der Behandlung mit Chloral usw. bestätigt.

Die Arbeit ist für eine Verknüpfung der exakten Vererbungsforschung und Karyologie, für die Ref. seit langem schon nach Kräften eintritt, in besonders hohem Maße geeignet.

G. Tischler.



## Untersuchungen über den Merkmalskomplex glatte-runzlige Samenoberfläche bei der Erbse.

Von H. Kappert.

(Eingegangen am 23. März 1920.)

Es liegt in dem Wesen aller Erblichkeitsforschung, daß sie uns nur relative Kenntnisse über die genetische Konstitution eines Individuums, einer Sippe oder Art geben kann. Je mehr genetisch verschiedene, bastardierbare Individuen uns zur Verfügung stehen, und je zahlreicher die für das Vererbungsexperiment brauchbaren Eigenschaften sind, desto klarer und der Wirklichkeit entsprechender wird das Bild werden, das wir uns von dem Erbgut eines Organismus machen können. Die große Zahl von Untersuchungen der Spaltungserscheinungen hat nun nicht nur die Kenntnis der erblichen, mendelnden Eigenschaften der verschiedensten Organismen vermehrt, sondern auch als außerordentlich wichtiges Ergebnis die Erkenntnis gewinnen lassen, daß bei dem Zustandekommen eines bestimmten Merkmals häufig mehr als ein Faktor wirksam sind. Es bleibt also bei der Erbanalyse eines Organismus nicht nur immer ein großer unbekannter Rest von Faktoren für die noch nicht studierten Eigenschaften, sondern wir müssen damit rechnen, daß auch in jedem der studierten Merkmale noch ein mehr oder weniger großer Rest von unbekannten Faktoren im Spiele ist, Faktoren, deren Nachweis davon abhängt, ob bei den, zu den Versuchen verwandten Individuen zufällig einmal eines herausgegriffen wird, das sich in einem oder zahlreicheren Faktoren für ein bestimmtes Merkmal mehr unterscheidet, als die früheren Versuchsobjekte.

Bei der Erbse ist unter anderen als plurifaktorielles Merkmal die Blütenfarbe nachgewiesen worden, und zwar sind es hier nach den Ver-

suchen von Lock<sup>1)</sup> und Tschermak<sup>2)</sup> zwei Faktoren, die die Rotfärbung unserer Felderbsen bedingen. Einen dieser Faktoren besitzen auch die gewöhnlichen weißblühenden Erbsensorten, so daß in den ursprünglichen Versuchen Mendels rot gegenüber weiß als Einfachmerkmal gelten mußte. Später fand man dann bei einer Kreuzung von rosa blühenden mit weißen Erbsen, die rote Bastarde gibt, daß die rote Blütenfarbe von zwei Faktoren hervorgerufen wurde, deren einer im Erbgute der zum Versuch benutzten weißen Sorte und deren anderer in der rosa Sippe enthalten war. Eine Anzahl weiterer bifaktorieller Merkmale bei der Erbse wird von Tschermak<sup>2)</sup>, White und anderen angegeben.

Als Parallele zu dieser Auflösung eines ursprünglich als Einheit angenommenen Genenkomplexes in seine einzelnen Gene, haben wir bei dem Merkmalspaare glatte-runzlige Samenoberfläche eine Zerlegung dieser typisch nach dem Monohybridenschema spaltenden Eigenschaft in nicht weniger als vier Einzeleigenschaften. Diese vier Eigenschaften, die bei einer Kreuzung glattsamiger mit runzligen Sippen beteiligt sind, sind nach Darbshire<sup>3)</sup> 1. das Aussehen des Samens, ob glatt oder runzlig; 2. die Absorptionskapazität für Wasser beim Aufquellen, die hoch oder geringer ist; 3. die Gestalt der Stärkekörner, ob länglich oder rund; 4. die Natur der Stärke, ob einfach oder zusammengesetzt. Von diesen Eigenschaften gibt Darbshire an, daß sie sich getrennt („separately“) vererben. Daraus würde nun folgen, daß sie auf verschiedene, selbständige Faktoren zurückzuführen wären. Wie weit dieses der Fall ist, soll im folgenden als Fortsetzung meiner 1914 veröffentlichten Arbeit<sup>4)</sup> untersucht werden.

Darbshires Angaben, die der Zusammenfassung seiner Arbeit entnommen sind, bedürfen zunächst in mehrfacher Hinsicht einer Korrektur. Zunächst ist seine Behauptung, daß die erwähnten vier Merkmale sich getrennt vererben, insofern ganz unverständlich, als Darbshires Untersuchungen in dieser Richtung ein ausnahmsloses Parallelgehen der erwähnten Eigenschaften ergaben, derart, daß glatte Samenoberfläche stets mit mehr oder weniger bohnenförmiger Gestalt der Stärkekörner, überwiegend einfacher (nicht „zusammengesetzter“) Stärke, sowie geringerer Absorptionskapazität beim Quellen vereinigt war. Von einem getrennten Verhalten der Merkmale hinsichtlich ihrer Vererbung

---

<sup>1)</sup> Lock 1908.

<sup>2)</sup> Tschermak 1912.

<sup>3)</sup> Darbshire 1908.

<sup>4)</sup> Kappert 1914

könnte höchstens insofern die Rede sein, als sie sich im Bastard in verschiedener Weise geltend machen. Während nämlich die glatte Samenoberfläche vollkommen zu dominieren scheint, sollen die übrigen Eigenschaften im Bastard eine Mittelstellung einnehmen. Ferner liegt den Untersuchungen Darbishires ein Irrtum zugrunde, auf den ich früher<sup>1)</sup> bereits hinwies. Es handelt sich nämlich gar nicht um zusammengesetzte Stärkekörner bei den runzligen Erbsen, sondern um einfache, durch einen frühzeitig in den noch heranwachsenden Samen einsetzenden Korrosionprozeß stark zerspaltene Körner. Der oft sehr regelmäßige Verlauf dieser Spalten läßt die Stärkekörner der runzligen Erbse häufig echt zusammengesetzter Stärke so ähnlich erscheinen, daß auch ein botanisch geschultes Auge sich täuschen lassen kann. Nun besteht aber zwischen zusammengesetzter und einfacher Stärke der grundsätzliche Unterschied, daß die erste aus mehreren Stärkeherden im selben Chromatophor hervorgeht. Daß bei der Markerbse sich in dem heranwachsenden Samen nie mehr als ein Stärkeherd im Leukoplasten nachweisen ließ und daß in einem bestimmten Entwicklungsstadium des Markerbseensamens zahlreiche Stärkekörner von ungefähr normaler Größe sich vorfanden, die keine Spalten trugen und ganz zweifellos einfache Körner waren, teilte ich in meinen früheren Untersuchungen schon mit. Außer diesem entwicklungsgeschichtlichen Nachweis läßt sich aber auch noch auf andere Weise zeigen, daß wenigstens beim Bastard die angeblich zusammengesetzten Körner tatsächlich nur einfache, zerspaltene sind. Bekanntlich zeigen Stärkekörner unter dem Polarisationsmikroskop bei gekreuzten Nikols auf weißglänzendem Grunde ein schwarzes Kreuz. Schaltet man noch ein Gipsplättchen erster Ordnung ein, so erscheinen die Arme des Kreuzes rot, die durch die Kreuzarme begrenzten Quadranten erscheinen blau bzw. gelb gefärbt, jeweils die kreuzweis gegenüberliegenden in derselben Farbe. Hat man wirklich zusammengesetzte Stärke vor sich, etwa Körner aus der Kartoffel, so zeigen die aus zwei Teilkörnern bestehenden auch zwei solcher Farbenkreuze. Bei den Stärkekörnern der Markerbse läßt sich eine solche Prüfung nun allerdings nicht anstellen, da die Stärke wegen des schon während der Reifung des Samens wirksamen Auflösungsprozesses bereits so weit verändert ist, daß sie überhaupt nicht mehr, oder nur noch hie und da am Rande unter dem Polarisationsmikroskop in den geschilderten Farben erscheint. Anders die angeblich zusammengesetzten

---

<sup>1)</sup> Kappert 1914.



Körner des Bastardes zwischen glattsamiger und runzlicher Erbse. Hier läßt sich nicht selten zeigen, daß ein solches „zusammengesetztes“ Stärkekorn nur ein einziges Farbenkreuz besitzt, dessen einzelne Felder allerdings durch die rötlich bis dunkel aussehenden Spalten unterbrochen erscheinen. Im wesentlichen zeigen also diese „zusammengesetzten“ Körner des Bastardes das gleiche optische Verhalten, wie die unzweifelhaft einfachen Stärkekörner der glattsamigen Erbse, und da sich von den scheinbar zusammengesetzten Körnern des Bastardes die der runzlichen Erbse nur graduell, d. h. durch die größere Anzahl der Teilstücke, in die sie zerfallen, unterscheiden, so ist demnach auch die Stärke der Markerbse ganz zweifellos einfacher Natur. Der während der Reifungsdauer im Samen der runzlichen Erbse wirkende Korrosionsprozeß führt nun nicht bloß zu einer starken Spaltenbildung in den Stärkekörnern, sondern er muß notwendigerweise in dem Maße, in dem er einen Abbau der Stärke bewirkt, zu einer Anreicherung an Spaltprodukten der Stärke, spez. an Zucker und Dextrin führen. Tatsächlich enthalten die Samen der runzlichen diese Stoffe in erheblich höherer Menge als die glattsamigen Erbsen. Zellen, die aber verhältnismäßig reich an ungeformten Inhaltstoffen sind, müssen nun notwendigerweise stärker schrumpfen, als Zellen, deren Inhalt im wesentlichen aus geformter Substanz mit beschränktem Quellungs- wie Schrumpfungsvermögen besteht. Demgemäß müssen auch die einzelnen Zellen der runzlichen Erbse erheblicher schrumpfen, als die der glattsamigen Erbsen, und da die Testa der Schrumpfung der Kotyledonen nur bis zu einem gewissen Grade zu folgen vermag, so tritt als Folge derselben Vorgänge, die das Zerspalten der Stärkekörner bedingen, auch das Runzligwerden der Samen der sog. Markerbsen ein. Die beiden Samencharaktere: glatte-runzlige Oberfläche und zerspaltene und intakte Stärke werden also durch denselben Faktor bedingt und sind dementsprechend als un-selbständige Merkmale im Sinne Correns'<sup>1)</sup> anzusprechen.

Auch daß der Wassergehalt der heranreifenden Samen, ihr Wasserverlust beim Trocknen und ihre Wasseraufnahme beim Quellen von der chemischen Natur der Zellinhaltsstoffe nicht unabhängig sein wird, bedarf keiner weiteren Diskussion. Auch hier werden wir nicht fehlgehen, wenn wir die größere Absorptionskapazität der runzlichen Samen letzten Endes eben demselben Faktor zuschreiben, der das Zerspalten der Stärkekörner, den Stärkeabbau zu löslichen Kohlehydraten und das Runzeln der Samen bedingt.

<sup>1)</sup> Correns 1901.

Schwieriger gestaltet sich jedoch die Aufgabe, die Frage zu entscheiden, ob eine Abhängigkeit irgend welcher Art zwischen der Gestalt der Stärkekörner und dem Aussehen der Samenoberfläche besteht. Um in dieser Beziehung zu einem gewissen Resultat zu kommen, wurde die Stärke einer glattsamigen und einer runzligen Erbsensorte hinsichtlich ihrer Gestalt, besonders in bezug auf die Variation ihres Längen- und Breitenverhältnisses<sup>1)</sup>, ferner auf die Abhängigkeit der Stärkegestalt von zufälligen Bedingungen hin untersucht. Auch Bastarde waren bei dieser Untersuchung heranzuziehen. Das Material für die Untersuchung lieferten eigene, bis in das Jahr 1912 zurück verfolgbare Kulturen der Markerbse „Goldkönig“ mit runzligen Samen und der Zuckererbse „Mammut“<sup>2)</sup> mit etwas eingedellten Samen, sowie Samen von Bastarden der ersten und deren Nachkommen aus der zweiten und dritten Generation.



Fig. 1. Stärke aus dem Samen der Mammutterbse.  
(Vergr. ca. 350.)

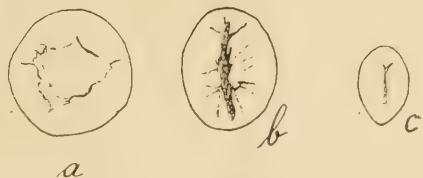


Fig. 2. Stärkekorn der Mammutterbse; a von der Breit-, b dasselbe von der Schmalseite gesehen, c ein anderes Stärkekorn senkrecht zur Längsachse durchschnitten (letzteres etwas schematisiert). Vergr. ca. 600.

Die Stärke der Mammutterbse (Fig. 1) besteht hauptsächlich aus rundlich-eiförmigen, bohnenförmigen oder dreieckig-rundlichen Körnern, die in einer Richtung mehr oder weniger zusammengedrückt sind. In ein und derselben Erbse kommen Körner aller Größenordnungen bis zu einer Länge von  $50\ \mu$ , selten noch mehr, vor. Körner von  $3-10$  oder  $15\ \mu$  pflegen nicht abgeplattet zu sein, sondern besitzen meist kuglige Gestalt. Betrachtet man ein größeres Stärkekorn, das dem Auge seine Breitseite zukehrt, unter stärkerer Vergrößerung, so sieht man in seinem Innern meist einen ausgedehnten, weniger stark lichtbrechenden Kern mit unregelmäßiger Abgrenzung, von dem aus feine Strahlen ein wenig weiter zum Rande hin ausgehen (Fig. 2a). Stellt man ein solches Korn

<sup>1)</sup> D. h. das Verhältnis der größten zur mittleren Achse.

<sup>2)</sup> Beide im Jahre 1912 von Haage Schmidt-Erfurt bezogen.

nun auf die Schmalseite, so sieht man, wie ein ziemlich kräftiger Längsspalt das Korn der Länge nach durchsetzt, in der Regel ohne ganz bis an den Rand des Kornes heranzureichen (Fig. 2b). Querschnitte durch ein Stärkekorn, senkrecht zu seiner Längsachse, die man ohne allzu große Schwierigkeit erhält, wenn man mit dem Rasiermesser schabend über die Schnittfläche eines halbierten, lufttrockenen Erbsensamens hinführt, zeigen, daß der Kern eines solchen Stärkekorns aus einem schmalen, gaserfüllten Raum besteht, der senkrecht zur kleinsten Achse das Korn durchzieht (Fig. 2c). Dieser Hauptspalt ging, wenigstens in den beobachteten Körnern, nie bis an die Oberfläche, sondern löste sich in einer gewissen Entfernung von ihr in mehrere bis zu zahlreiche sehr schmale, etwas auseinanderlaufende Spalten auf, die dann ihrerseits immer noch ein gutes Stück von der Oberfläche entfernt endeten. Nur feine Porenkanäle bohrten sich mitunter noch weiter in den umgebenden Stärkemantel hinein. Die dem Spalt zunächst gelegene Stärkesubstanz erscheint meist weniger lichtbrechend als die weiter außen gelegene. Schichtung ist auf Querschnitten durch die Stärkekörner meist besonders deutlich.

Als Charakteristikum für die Gestalt der Stärkekörner wurde das Verhältnis der längeren zur mittleren Achse benutzt. Der reziproke Wert dieses Verhältnisses, mit hundert multipliziert, gibt den „Breitenindex“, das ist die Breite der Stärkekörner in % der Länge, an. Diese Bestimmung des Längen-Breitenverhältnisses konnte aber nur dann die Gestalt eines Kornes zahlenmäßig richtig charakterisieren, wenn in jedem Falle die mittlere Achse als solche zu erkennen war, d. h. wenn es sich stets erkennen ließ, ob das Korn etwa dem Beschauer seine schmalste Seite zukehrte, oder infolge schiefer Lage die mittlere Achse verkürzt erscheinen ließ. Darbshire hat in seinen Untersuchungen dieses offenbar nicht beachtet, da er ausdrücklich erwähnt, daß die Mehrzahl der Kneifelstärkekörner intakt seien, oder nur einen einzigen, das Korn der Länge nach durchziehenden Spalt besäßen. Tatsächlich aber zeigt jedes größere Korn auf seiner Schmalseite einen Spalt, dreht man aber das Korn um  $90^\circ$ , so ist allerdings von diesem Spalt nichts mehr zu sehen. Bei den Messungen Darbshires ist also offenbar bei einem Teil der Stärkekörner das Verhältnis der längsten zur schmalsten Achse bestimmt worden, was zu einem höheren Mittelwert des Verhältnisses aller gemessenen Körner (dementsprechend einem zu niedrigen Breitenindex) führen mußte. Ein gutes Kriterium, ob ein Korn mit seiner mittleren Achse senkrecht zum



Tabelle 1.  
Verhältnis der Länge und Breite von je 100 Stürkekörnern der Mammutterbse.

Laufende Nr.	Kulturfahrjahr	Pflanze Nr.	Hülse	Gewicht des Samens	Mittelwert des Längen-Breitenverhältnisses aus 100 Körnern	Breitenindex	Zahl der Körner von einem Längen-Breitenverhältnis:												Bemerkungen
							1,0	1,1	1,2	1,3	1,4	1,5	1,6	1,7	1,8	1,9	2,0	2,1	
1	1919	5 B/2	{	355 mg	1,397 ± 0,0259	71,58	9	10	12	17	16	9	5	9	8	4	1	rechter <sup>1)</sup> Kotyl.	
2					1,393 ± 0,0237	71,79	6	8	18	14	20	6	14	4	7	1	2	linker Kotyl.	
3					1,396 ± 0,0245	71,63	5	9	15	23	12	9	9	7	3	6	0	1	rechter Kotyl.
4					1,393 ± 0,0223	71,79	5	10	13	19	16	8	14	11	2	1	1	0	linker Kotyl.
5					1,420 ± 0,0257	70,42	7	9	11	16	18	9	9	12	4	2	4		
6					1,372 ± 0,0192	72,89	2	15	8	26	13	13	17	4	2				
7					1,358 ± 0,0248	73,64	11	15	10	19	9	9	14	7	4	1	0	1	
8	10	{	{	356 mg	1,359 ± 0,0231	73,58	5	12	15	26	17	5	11	1	3	2	2	1	linker Kotyl.
9					1,345 ± 0,0193	74,35	4	13	13	28	15	11	10	2	3	1			rechter Kotyl.
10					1,370 ± 0,0222	73,00	4	11	20	18	15	10	9	6	5	1	1		
11	12	5/4	—	n. gewogen	1,319 ± 0,0215	75,82	17	8	11	21	17	12	7	5	1	1			
12					1,340 ± 0,0215	74,63	8	14	8	27	17	10	6	3	4	1	1		
13					1,431 ± 0,0275	69,88	8	8	9	17	16	6	14	8	4	6	2	1	1
14	1914	186	—	n. gewogen	1,492 ± 0,0247	67,02	4	5	5	17	18	7	18	9	8	7	1	1	
15		182	—	n. gewogen	1,432 ± 0,0268	69,83	4	14	11	16	9	14	8	10	6	5	2		

Von der Radikula aus betrachtet.

Strahlengänge des Mikroskopes liegt und so die Messung dieser Achse das wahre Maß ohne eine durch schiefe Lage bedingte Verkürzung wiedergibt, ist die Begrenzungslinie des Kernes. Liegt diese in ihrer ganzen Ausdehnung in derselben optischen Ebene, so kann man sicher sein, das Korn in der rechten Lage zu messen. Für meine Bestimmungen des mittleren Längen-Breitenverhältnisses der untersuchten Stärke wurden nur solche Körner bei der Messung berücksichtigt. — Noch eine andere Fehlerquelle kann den Wert der Messungen beeinträchtigen. Die Stärke der peripheren Schichten der Erbse ist nämlich kleiner, reicher an rundlichen Körnern, als die aus den mittleren Partien des Samens. Es wurde daher darauf geachtet, daß dem Samen stets an derselben Stelle die zu messende Probe entnommen wurde, und zwar wurden die Schnitte mit einem Skalpell stets unmittelbar unterhalb der Stelle, wo die Kotyledonen mit dem übrigen Keimling in Verbindung stehen, entnommen. Aus diesen mäßig dicken Stückchen des Kotyledonengewebes wurde darauf in einem Tuschensäpfchen die Stärke mit Wasser herausgespült, mit einer Pipette eine Probe in eine Thoma-Zeißsche Zählkammer gebracht und mit dem Okularmikrometer bei ziemlich starker Vergrößerung (Zeiß Obj. E, Meßok. 2) Länge und Breite von je 100 geeignet liegenden Körnern bestimmt. Es muß noch erwähnt werden, daß vor Herstellung der Schnitte die Außenschichten des Samens abgeschabt waren, so daß die zu messende Stärke wirklich bei allen Präparaten den entsprechenden inneren Partien entstammte. Erst nach Beachtung dieser Vorsichtsmaßregeln gelang es, Übereinstimmung in den Resultaten der Messungen von Stärkeproben aus den beiden, getrennt untersuchten Kotyledonen desselben Samens zu erhalten. Daß diese Übereinstimmung eine recht gute ist, zeigt die Tabelle I. In allen Fällen, wo von einem Samen beide Kotyledonen untersucht wurden, ist die Differenz der beiden mittleren Längen-Breitenverhältnisse deutlich geringer als ihr mittlerer Fehler, in zwei Fällen, Messung 1 und 2, 3 und 4 ist die Übereinstimmung so gut wie vollkommen. Wenn sich nun bei verschiedenen Samen derselben Pflanze größere Unterschiede in den erhaltenen Werten zeigen, so dürften diese in zufälligen Entwicklungsbedingungen der Samen und nicht in der Unvollkommenheit der Methode ihre Erklärung finden. Samen derselben Hülse zeigen nach der Tabelle übrigens bessere Übereinstimmung der Messungsergebnisse als Samen aus verschiedenen Hülsen<sup>1)</sup>. (Die Numerierung der Hülsen in Tabelle I

<sup>1)</sup> Es soll übrigens nicht verschwiegen werden, daß ein Same der Hülse A der Pflanze 5 B/2 mit einem Gewicht von 298 mg ein Längen-Breitenverhältnis von

mit A, B, C ist eine willkürliche und sagt nichts über die Stellung derselben an der Pflanze aus.) Es liegt nahe, besserer oder schlechterer Ernährung der Samen einen Einfluß auf das Längen-Breitenverhältnis ihrer Stärke zuzuschreiben. Daß aber dieser Faktor nicht von ausschlaggebender Bedeutung sein kann, ergibt sich aus dem Vergleich der Messungen 9 und 6 der Tabelle. Der schwerste Same im Gewicht von 356 mg hat Stärke mit kleinstem Längen-Breitenverhältnis ( $1,345 \pm 0,0193$ ), während der leichteste Same, mit einem Gewicht von 272 mg, einen beträchtlich höheren Wert ( $1,372 \pm 0,0192$ ) besitzt. Ein anderer, auffallend schwerer Same, im Gewicht von 355 mg (Messung 1) hat hinwiederum den sehr hohen Wert  $1,397 \pm 0,0259$ . Es muß also dahingestellt bleiben, welche Faktoren solche Änderungen des Längen-Breitenverhältnisses bedingen können. Daß unter diesen Umständen Samen von verschiedenen Pflanzen noch größere Differenzen zeigen können, ist nicht befremdlich. (Man beachte das Resultat der Messung 11, das mit einem Wert von 1,319 erheblich hinter den bei anderen Pflanzen gewonnenen Ergebnissen zurückbleibt.) Am größten aber werden die Unterschiede, wenn man zur Untersuchung in verschiedenen Jahren geerntete Samen heranzieht. Ein besonders hoher Wert des Längen-Breitenverhältnisses wurde bei Samen aus dem Jahre 1914 gefunden, er betrug bei der Pflanze 186, die übrigens derselben durch Inzucht weitergezüchteten Linie angehört, wie die Pflanzen des Jahres 1919, für das Längen-Breitenverhältnis  $1,492 \pm 0,0247$ . Als Breitenindex geschrieben würden wir als Wert für diese Pflanze die Zahl 67,07 erhalten, der größte Wert des Breitenindex (Messung 11, Jahrg. 1919) wäre 75,82. Wir hätten also bei den Messungen der Stärke aus Mammutterbsensamen von verschiedenen Pflanzen verschiedener Jahrgänge für den Mittelwert des Breitenindex den nicht unerheblichen Spielraum von ungefähr 9. Der Einfluß zufälliger Faktoren ist also ein ziemlich erheblicher. Wir werden hierauf noch zurückzukommen haben.

Was nun die Gestalt der einzelnen Stärkekörner einer glattsamigen Erbse angeht, so ist schon gesagt worden, daß in der glatten Erbse nicht nur mehr oder weniger längliche, sondern längliche und

---

$1,308 \pm 0,0203$  gab. Es fehlt aber die Notiz, aus welcher Höhe des Samens die untersuchte Stärkeprobe stammte, und es ist gut möglich, daß der Same etwas höher oder niedriger geschnitten wurde. Daß Entnahme der Probe von verschiedenen Stellen des Samens zu erheblichen Differenzen führen, zeigte ein Parallelversuch zu der Messung 2, er ergab statt eines Längen-Breitenverhältnisses  $1,393 \pm 0,0237$  nur einen Wert von  $1,282 \pm 0,0213$  — Die Probe stammte aus dem unteren Viertel.



runde Körner vorkommen. Auffallend schmale Körner mit einem Breitenindex von ungefähr 50 sind gar nicht selten, jedoch nicht so häufig als in der Aufsicht kreisrunde, also Körner mit dem Index 100. Die Mehrzahl der Körner besitzt einen Breitenindex von etwa 78—79, während das Mittel der Messungen aus dem Jahre 19, wie schon erwähnt, zwischen 70,5—75,8 gefunden wurde. Die Verteilung der Varianten ist also eine deutlich schiefe, wie es die in Fig. 3 A dargestellte Kurve, die aus den in der Tabelle I wiedergegebenen Zahlen der Messung 1 bis 10 konstruiert ist, zeigt. Noch auffallender wird die Schiefheit der Kurve, wenn man je zwei Variantenklassen zu einer zusammenzieht (siehe Fig. 3 B). Nicht unerwähnt soll weiter bleiben, daß zwischen

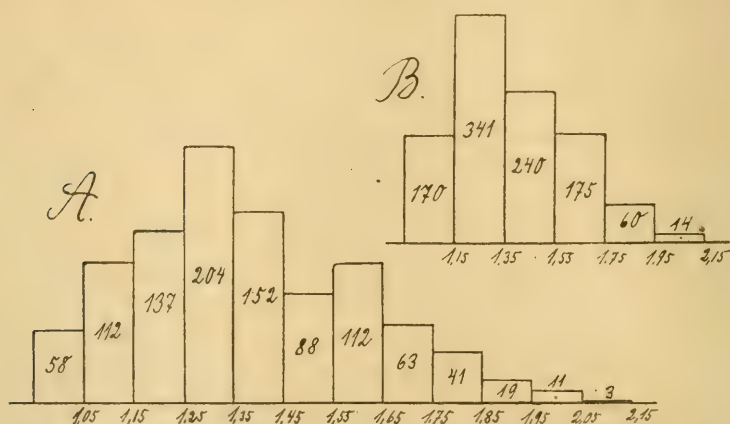


Fig. 3. Variationskurve des Längen-Breitenverhältnisses von 1000 Mammutkörnern.

der Gestalt und der absoluten Größe (Länge) der Mammutstärkekörner eine deutliche Korrelation besteht (vergl. Tabelle II). Je länger ein Stärkekorn ist, desto größer ist durchschnittlich sein Längen-Breitenverhältnis (oder desto kleiner sein Breitenindex). Der Korrelationskoeffizient aus den Messungen von 1000 Körnern (Messung 1—10 der Tabelle I) stellt sich auf  $0,6872 \pm 0,01669$ . Die Länge der Stärkekörner, bestimmt aus eben diesen 1000 Körnern beträgt im Mittel  $30,5 \mu$ , ist also etwas kleiner als der von Darbishire<sup>1)</sup> bei der Sorte Eclipse gefundene Wert, der von ihm mit  $32,2 \mu$  angegeben wurde.

Geben nun die im vorigen mitgeteilten Zahlen, wie der Mittelwert des Längen-Breitenverhältnisses, seine Variationsbreite und sein Korre-

<sup>1)</sup> Darbishire a. a. O. 126.

Tabelle II. Korrelation zwischen der Länge der Stärkekörner und ihrem Längen-Breitenverhältnis bei der Mammutererbse.  
(Zusammengestellt aus Messung 1—10 der Tabelle I.)

		Längen-Breitenverhältnis												Sa.
		1,0	1,1	1,2	1,3	1,4	1,5	1,6	1,7	1,8	1,9	2,0	2,1	
Länge der Stärkekörner in Okularteilstrichen (1 Teilstrich = 2,5 $\mu$ )	5	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
	6	6	—	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	11
	7	14	—	12	—	2	—	—	—	—	—	—	—	28
	8	8	32	—	12	—	—	—	—	—	—	—	—	52
	9	12	24	—	36	—	9	—	—	—	—	—	—	81
	10	12	29	—	48	20	—	1	—	—	—	—	—	110
	11	5	9	54	—	55	—	19	—	1	—	—	—	143
	12	—	13	27	45	—	27	—	7	—	—	—	—	119
	13	—	4	20	41	39	2	33	—	—	6	—	—	145
	14	—	—	8	15	16	—	32	—	14	—	4	1	90
	15	—	1	4	8	15	30	—	27	—	8	—	—	93
	16	—	—	1	1	—	10	23	—	15	—	3	—	53
	17	—	—	2	1	4	8	—	25	—	3	—	2	45
	18	—	—	1	—	—	2	3	—	9	—	4	—	19
	19	—	—	—	—	—	—	1	4	—	—	—	—	5
	20	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	2
	21	—	—	—	—	—	1	—	—	—	2	—	—	3
Sa.		58	112	134	207	151	89	112	63	41	19	11	3	1000

lationskoeffizient ein brauchbares Charakteristikum für die Gestalt der Stärkekörner bei einer glattsamigen Erbse, so würden wir bei einer runzligen Sorte das Aussehen der Stärkekörner mit diesen Zahlen allein doch nur recht unvollkommen charakterisieren. Wir müssen vielmehr dem bei der runzligen Goldkönig-Erbse gewonnenen Zahlenmaterial eine ausführlichere Schilderung des Aussehens der Markerbsenstärke vorausschicken. Die Stärke der reifen Markerbse ist, wie ich schon früher zeigte, nicht mehr intakt, sondern in einem Zustande ziemlich weit vorgeschrittener Korrosion. Starke, meist weit klaffende Spalten, in die z. T. schon Plasma eingedrungen ist, durchziehen in radialer Richtung das Korn und führen häufig ein Zerfallen des Kornes in mehrere Stücke herbei. Das Merkwürdigste ist jedoch die bizarre Gestalt, die die Körner dadurch erhalten, daß sie vielfach und in absonder-

licher Weise miteinander verklebt erscheinen. Sind die verklebten Körner klein und zahlreich, so entstehen gekrüseartige Gebilde (Fig. 4a), manchmal läßt sich wieder nicht sagen, ob irgend ein merkwürdig gestaltetes Gebilde aus einem einzigen, arg verkrüppelten, oder aus mehreren Stärkekörnern besteht (Fig. 4b). In anderen Fällen wieder ist die Zwillingsbildung durch Verkleben zweier Körner ganz augenfällig (Fig. 4c). Am häufigsten ist der Fall, daß kleine Körner größeren aufsitzen, so daß diese oft wie mit knolligen Auswüchsen bedeckt erscheinen (Fig. 4d). Merkwürdig sind auch Gebilde, wie das in der Fig. 4e wiedergegebene, das anscheinend aus drei rundlichen, kettenartig aneinandergereihten größeren Körnern besteht, die ihrerseits wieder mit kleineren besetzt sind. Bei den Bestimmungen des Breitenindex bietet das häufige Vor-

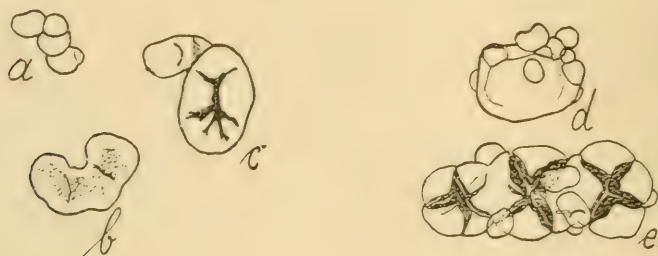


Fig. 4.

Stärkekörner aus dem Samen der runzligen Erbse „Goldkönig“ (Vergr. ca. 700).

kommen solcher Gebilde eine sehr ins Gewicht fallende Fehlerquelle. Alle Bildungen nämlich, die durch Verkleben mehrerer Körner entstanden sind, scheiden, da sich in den seltensten Fällen die Abgrenzung der einzelnen Körner an ihnen erkennen läßt, von der Messung aus. Ebenso sind die Körner, die infolge der Korrosion zerfallen sind, in den gewonnenen Zahlen natürlich nicht berücksichtigt, desgleichen die bei der runzligen Erbse in erheblich größerer Zahl als bei der glatten auftretenden kleinsten Körner, die vernachlässigt werden müssen, weil sie wegen ihrer Kleinheit kein sicheres Messen mehr gestatten. Alles in allem wird also das Resultat unserer Messungen ein wenig sicheres werden, und aus diesem Grunde verzichtete ich darauf, die Messungen in ähnlich großem Umfange durchzuführen, wie bei der Mammuterbse. Nur zwei Messungen von verschiedenen Samen derselben Pflanze aus dem Jahre 1919 seien in der Tabelle III mitgeteilt.



Tabelle III.

Verhältnis der Länge und Breite von je 100 Stärkekörnern  
der Erbse „Goldkönig“.

Lfd. Nr.	Kultur- jahr	Pflan- ze Nr.	Same Nr	Mittelwert des Längen-Breiten- verhältnisses aus je 100 Körnern	Brei- ten- index	Zahl der Körner von einem Längen-Breitenverhältnis						
						1,0	1,1	1,2	1,3	1,4	1,5	1,6
16	1919	3 B/1	I	1,099 $\pm$ 0,0126	90,99	38	40	16	1	2	2	1
17	1919	3 B/1	II	1,124 $\pm$ 0,0123	88,96	31	33	24	7	3	2	—

Sie geben in Anbetracht der erwähnten Fehlerquellen ein hinreichend übereinstimmendes Resultat. Auch bei dieser Erbsensorte variiert die Gestalt der Stärkekörner zwischen völlig rund und mehr länglich: die Grenzwerte der Breitenindices sind 100 und ungefähr 60, doch überwiegen die ganz oder doch nahezu runden beträchtlich, so daß die aus den Zahlen konstruierte Kurve noch sehr viel schiefer erscheinen

Tabelle IV.

Korrelation zwischen der Länge der Stärkekörner und ihrem Längen-Breitenverhältnis bei der Erbse „Goldkönig“.

			Längen-Breitenverhältnis							Sa.
			1,0	1,1	1,2	1,3	1,4	1,5	1,6	
Länge der Stärke- körner in Okular- teilstreichen (1 Teilstrich = 2,5 $\mu$ )	5	6	—	1	—	—	—	—	—	7
	6	9	—	10	—	—	—	—	—	19
	7	13	7	5	—	1	—	—	—	26
	8	11	17	—	2	—	—	—	—	30
	9	11	14	3	—	—	2	—	—	30
	10	9	10	1	1	2	—	—	—	23
	11	2	17	4	1	1	1	—	—	26
	12	5	4	11	1	—	1	—	—	22
	13	2	4	3	1	—	—	—	—	10
	14	1	—	1	2	1	—	—	—	5
	15	—	—	1	—	—	—	—	—	1
	16	—	—	—	—	—	—	—	1	1
	Sa.	69	73	40	8	5	4	1	—	200

Tabelle V.

Verhältnis der Länge und Breite von je 100 Stärkekörnern  
aus Samen der ersten Generation der Kreuzung

„Mammut  $\times$  Goldkönig“

„Goldkönig  $\times$  Mammut“

Laufende Nr.	Kul- tur- jahr	Pflanze Nr.	Gewicht des Samens	Mittelwert des Längen-Breiten- verhältnisses aus 100 Körnern	Breiten- index	Zahl der Körner von einem Längen- Breitenverhältnis								Bemerkungen		
						1,0	1,1	1,2	1,3	1,4	1,5	1,6	1,7		1,8	1,9
18	1919	5 B/2	276 mg	1,245 + 0,0183	80,32	13	18	29	15	15	3	3	2	1	1	Mammut $\times$ Goldkönig  linker Kotyl. rechter Kotyl.
19	284 mg		76,10	11	13	13	24	15	11	4	8	1				
20	285 mg		1,173 $\pm$ 0,0179	85,25	36	19	14	11	12	3	5					
21			1,194 + 0,0170	83,75	27	20	17	16	10	8	2					
22	5 A/6	424 mg	1,265 $\pm$ 0,0195	79,05	18	19	10	17	12	18	5	1				linker Kotyl. rechter Kotyl.
23			1,275 $\pm$ 0,0212	78,43	22	10	14	15	20	9	7	0	2	1		
24	1919	3 B/2	198 mg	1,251 $\pm$ 0,0201	79,94	15	26	12	21	8	9	4	3	2		Mammut $\times$ Goldkönig

und sehr viel steiler abfallen würde als die aus den Messungen der Mammuterbse (S. 194) konstruierte. Eine Korrelation zwischen der absoluten Länge der Stärkekörner und dem größeren Längen-Breitenverhältnis ist auch hier vorhanden, aber nicht so augenfällig wie bei der Mammuterbse. Der Korrelationskoeffizient beträgt hier  $0,3181 \pm 0,0634$ . Die mittlere Länge der Körner stellt sich auf  $23,35 \mu$ .

Als direktes Kreuzungsprodukt entstehen bei der Bastardierung runzlicher mit glattsamigen Sippen Samen, bei denen das Merkmal glatt scheinbar vollkommen dominiert. Auch in bezug auf die Stärkekörner scheint der Typus der glatten Erbse zu dominieren, wenn man die Stärke der Bastardsamen nur oberflächlich ansieht. Charakterisiert man jedoch die Gestalt der Körner zahlenmäßig durch das Längen-Breitenverhältnis, so zeigt sich ein sehr deutlicher Einfluß des Markerbsenelterns. Die aus sieben Mittelwertsbestimmungen des Längen-Breitenverhältnisses (Messung 18—24 der Tabelle V) gewonnenen Zahlen bilden eine kontinuierliche Reihe zwischen den Zahlen der Mark- und denen der Mammuterbse<sup>1)</sup>. Während aber der geringste Wert mit 1,173 sich doch noch eben von dem für die eine Markerbse gefundenen Wert 1,124 unterscheidet, verschwindet die Differenz zwischen dem höchsten Werte 1,314 und dem niedrigsten Wert der Mammuterbse 1,319 fast ganz. Ein übersichtliches Bild über die durchaus intermediäre Variation des Längen-Breitenverhältnisses der Bastardsamen erhält man, wenn man die Werte aller Messungen, sowohl der runzlichen, der glatten, wie der Bastardsamen auf einer geraden Linie in Abständen aufträgt, die den Differenzen der Mittelwerte proportional sind. In Fig. 5 findet sich eine derartige Zeichnung. Am oberen Ende der Linie finden sich die beiden aus dem Samen der runzlichen Erbse Goldkönig gewonnenen Werte. In einem merklichen Abstände<sup>2)</sup> folgen die Werte der Bastarderbsen, und an diese schließen sich die Messungsergebnisse aus dem Samen der Mammuterbse unmittelbar an. (Berücksichtigt sind nur die Messungen aus dem Jahre 1919). Auch die Verteilung der einzelnen Körner-Varianten in den gemessenen Proben verrät den intermediären Charakter der Bastard-

<sup>1)</sup> Ein Unterschied zwischen den reziproken Kreuzungen besteht hier nicht, vergl. Tabelle V. Bei den Önotherenhaplontenstudien Renners ließ sich dagegen im Pollenkorn eine Abhängigkeit der Stärkegestalt auch vom Soma der Mutterpflanze wahrscheinlich machen (Renner 1919, Seite 375).

<sup>2)</sup> Bei einer größeren Anzahl von Untersuchungen würde wahrscheinlich auch hier ein allmählicher Übergang von den Werten der Markstärke zu denen der Bastardstärke sich verfolgen lassen.



stärke. Die Variationsbreite ist etwas geringer als bei der Mammutstärke, entschieden größer als bei der Markstärke, die aus dem Zahlenmaterial konstruierte Kurve ist hochgipfliger als die für die Mammutstärke konstruierte, aber niedriger als sie für die Goldkönigstärke sein würde. Auch daß sie deutlich schief ist als die aus der Mammutstärke gezeichnete, zeigt ein Vergleich der Fig. 6 mit der Fig. 3. Trotzdem ist es nicht in jedem Falle leicht, aus dem Längen-Breitenverhältnis einen sicheren Schluß auf die homozygotische oder heterozygotische Natur eines beliebigen glatten Samens zu ziehen, da die Grenzwerte ja sehr nahe beieinander liegen und wahrscheinlich auch gelegentlich übereinander greifen werden. In Anbetracht dessen, daß es sich hier um

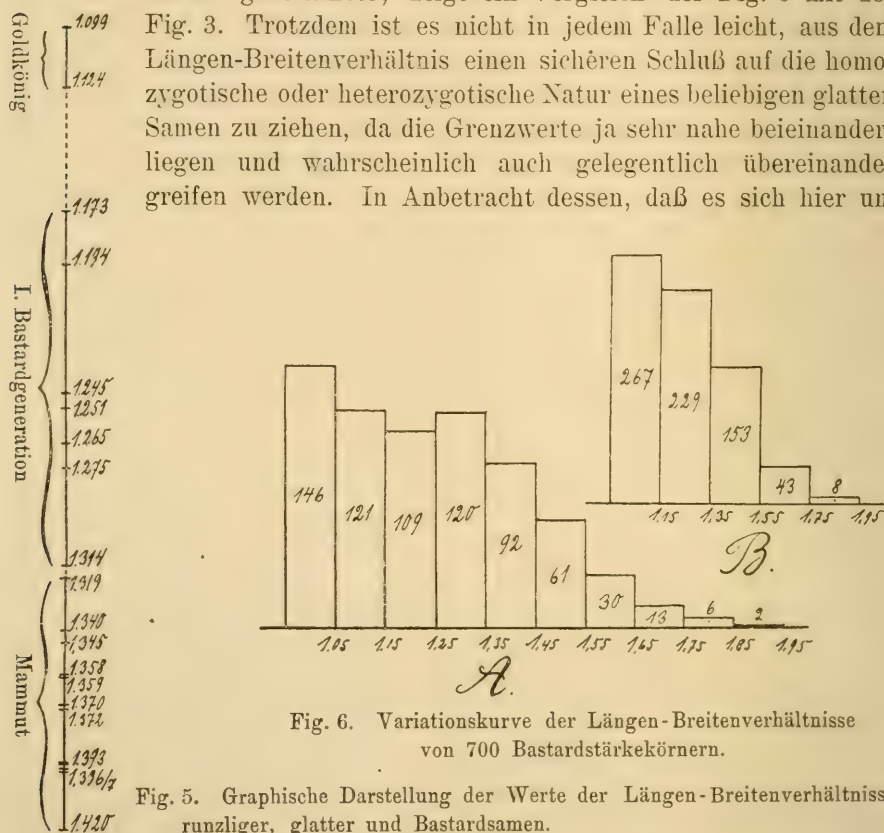


Fig. 6. Variationskurve der Längen-Breitenverhältnisse von 700 Bastardstärkekörnern.

Fig. 5. Graphische Darstellung der Werte der Längen-Breitenverhältnisse runzlicher, glatter und Bastardsamen.

ein quantitatives Merkmal mit fluktuierender Variation handelt, ist der intermediäre Charakter des Längen-Breitenverhältnisses doch recht deutlich ausgesprochen. Intermediär ist übrigens auch, wie Darbishire schon angibt, die mittlere Länge der Stärkekörner. Ich fand für die Bastardstärke aus den Kreuzungen des Jahres 1919 eine mittlere Länge von  $28 \mu$ . Zwischen den für die Mark- und die glatte Erbse gefundenen Werten steht auch (zufällig?) der Korrelationskoeffizient für das Längen-Breitenverhältnis. Er beträgt  $0,6467 \pm 0,0260$  gegenüber

0,6872 bei der glatten und 0,3181 bei der runzligen Erbse. (Zur Berechnung des Korrelationskoeffizienten wurden die Zahlen der Messungen 18 bis 22 aus der Tabelle V verwandt.)

Tabelle VI.

Korrelation zwischen der Länge der Stärkekörner und ihrem Längen-Breitenverhältnis bei Bastardsamen der ersten Generation der Kreuzung „Mammut  $\times$  Goldkönig“.

		Längen-Breitenverhältnis										Sa.
		1,0	1,1	1,2	1,3	1,4	1,5	1,6	1,7	1,8	1,9	
Länge der Stärkekörner in Okularteilstrichen (1 Teilstrich = 2,5 $\mu$ )	5	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
	6	15	—	2	—	—	—	—	—	—	—	17
	7	25	—	8	—	2	—	—	1	—	—	37
	8	21	14	—	3	—	—	1	—	—	—	39
	9	15	29	—	15	—	4	—	—	—	—	63
	10	16	24	2	14	8	—	—	2	1	—	67
	11	8	15	24	—	15	—	2	—	—	—	64
	12	1	5	29	11	—	12	—	1	—	—	59
	13	—	—	9	20	15	—	5	—	—	—	49
	14	—	2	2	8	11	—	1	—	—	—	24
	15	2	—	3	3	7	10	—	3	—	1	29
	16	—	—	3	4	—	7	8	—	—	—	21
	17	—	—	1	2	4	6	—	3	—	—	16
	18	—	—	—	3	—	3	2	—	—	—	8
	19	—	—	—	—	2	1	—	1	—	—	4
	20	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1
Sa.		105	89	83	83	64	43	19	11	2	1	500

In der zweiten Samengeneration erfolgt bei dem Merkmale: glatte-runzlige Samenoberfläche eine Aufspaltung im Verhältnis 3 glatt : 1 runzlig. Nach den Angaben Darbishires, die sich allerdings auf Untersuchungen des Materials aus der fünften Generation beziehen, gibt es unter den glatten nun sowohl Samen, die Stärke vom Typus des glattsamigen Elters, als solche, die intermediäre Stärke besitzen sollen. Messungen stellte Darbishire an diesem Material jedoch nicht an. Er schloß aus dem übereinstimmenden Aussehen der Stärke eines Teiles der glattsamigen Erbsen mit der eines F<sub>1</sub>-Samenkornes auf die heterozygotische Natur des betreffenden glatten Samens. Die Berechtigung dieses Schlusses suchte ich bereits 1914 zu prüfen, indem ich den Breitenindex der Stärke einer Anzahl aus derselben Hülse stammender F<sub>2</sub>-Samen be-

Tabelle VII.

Verhältnis der Länge und Breite von je 100 Stärkekörnern aus Samen der zweiten Bastardgeneration der Kreuzung „Mammut  $\times$  Goldkönig“.

Lfd. Nr.	Kultur-jahr	Pflanze Nr.	Gewicht des Samens	Mittelwert des Längen-Breitenverhältnisses aus 100 Körnern	Breiten-index	Zahl der Körner von einem Längen-Breitenverhältnis														
						1,0	1,1	1,2	1,3	1,4	1,5	1,6	1,7	1,8	1,9	2,0	2,1			
25	1914	236	413 mg	1,290 ± 0,017	77,52	7	12	25	28	9	7	11	1	—	—	—	—			
26			n. gewogen	1,435 ± 0,024	69,69	3	6	5	19	19	13	14	4	10	5	2	—			
27			431 mg	1,291 ± 0,018	77,46	8	20	12	25	20	3	8	3	1	—	—	—			
28			422 mg	1,180 ± 0,014	84,75	16	35	18	20	8	2	—	1	—	—	—	—			
29			384 mg	1,482 ± 0,022	67,57	4	6	6	15	14	13	16	14	5	6	1	—			
30			392 mg	1,322 ± 0,015	75,64	6	6	14	33	26	7	6	2	—	—	—	—			
31			382 mg	1,330 ± 0,019	75,19	5	12	20	23	15	10	9	3	3	—	—	—			

stimmte. Dabei verfuhr ich so, daß von dem einen Kotyledo eines Samens ein kleines Stückchen abgeschnitten und aus diesem die Stärke herausgeschwemmt und bestimmt wurde. Die betreffenden Samen wurden dann einzeln in Töpfe ausgesät. Leider vertrugen aber die Samen die Beschädigung des Kotyledos sehr schlecht, und aus fünf Samen erhielt ich 1915 nur zwei fruchtende Pflanzen. Die eine dieser Pflanzen, die aus einem Samen mit einem Breitenindex von 75,5 hervorgegangen war, war richtig als Heterozygote vorausbestimmt. Eine andere aber, deren Muttersamen Stärke von 75,9 Breitenindex besaß, brachte nur glatte Samen hervor. Der Ausgang dieses Versuches veranlaßte neue Messungen der  $F_2$ -Samengeneration aus dem Jahre 1914, die ich aus der Kreuzung Mammut  $\times$  Goldkönig noch besaß. Die Resultate sind in der Tabelle VII zusammengestellt. Von den untersuchten sieben glatten Samen, die aus einer Hülse stammten, fallen zwei mit besonders hohem Längen- und Breitenverhältnis ihrer Stärke auf, nämlich Messung Nr. 29 mit einem Verhältnis von 1,482 und Messung 26 mit einem Verhältnis von 1,435, Zahlen, die mit den bei den Mammuterbsen desselben Kulturjahres gefundenen Werten sehr gut übereinstimmen. Das Längen-Breitenverhältnis der Messung 27 und 28 zeigt Werte, wie sie für die Stärke der  $F_1$ -Bastardsamen typisch waren, Nr. 30 und 31 ergaben dagegen Werte, die größer sind, als der niedrigste der Mammutsamen aus dem Jahre 1919. Verglichen mit den Werten des Mammutsamen aus dem Kulturjahr 1914 ist aber immer noch ein Abstand vorhanden. Da die beiden Samen aber nicht nur durch den niedrigeren Mittelwert des Längen-Breitenverhältnisses auffallen, sondern auch in der Variations-



breite des Längen-Breitenverhältnisses und der Variantenverteilung den Samen der  $F_1$ -Generation ähneln, so darf man mit ziemlicher Sicherheit schließen, daß die Stärke dieser Samen zum Typus der Bastardstärke gehört. Die falsche Voraussage in dem oben erwähnten Versuch kann nun entweder auf ein Übereinandergreifen der Grenzwerte des Längen-Breitenverhältnisses homozygotisch und heterozygotisch glattsamiger Pflanzen zurückzuführen sein, oder es handelt sich um eine unabhängige Vererbung des Merkmales Glattsamigkeit und hohes Längen-Breitenverhältnis der Stärkekörner.

Ob nun der intermediäre Charakter der Gestalt der Stärkekörner einer Anzahl von  $F_2$ -Samen eine Folge der heterozygotisch glatten Natur der betreffenden Samen ist, oder ob unabhängig von der Oberflächen-gestalt der Samen hier das Merkmal längliche-rundliche Stärkekörner spaltet, muß sich in der dritten Generation entscheiden lassen. Selbständigkeit und getrennte Vererbungsweise der Merkmale: Oberflächen-gestaltung und Gestalt der Stärkekörner müßten ein Vorkommen glatter Samen mit rundlicher Stärke und runzlicher Samen mit länglicher Stärke bedingen. Das ist nun, wie die Untersuchung einer großen Zahl von homozygotisch glatten und runzligen Samen einer  $F_3$ -Samengeneration der Kreuzung Mammut  $\times$  Goldkönig aus dem Jahre 1919 zeigte, nicht der Fall. Gemessen wurden allerdings nur je zwei Samen von zwei homozygotisch glattsamigen Pflanzen. Die Messungsergebnisse, die durchaus den aus den Mammuterbsen gewonnenen Zahlen entsprechen, sind in der Tabelle VIII zusammengestellt. Von einer größeren Anzahl weiterer, auf ihre Stärke hin angesehener Samen von homozygotisch glattsamigen Pflanzen ließ sich, da es bei größerem Vertrautsein mit dem Objekt leicht gelingt, den Breitenindex mit einer Genauigkeit von etwa 5% zu schätzen, auch ohne Messung der Stärkekörner mit Sicherheit sagen, daß ihre Stärke nicht von geringerem Längen-Breitenverhältnis, als wie in der Tabelle VIII mitgeteilt, gewesen ist. Ebenso wurden unter mehreren runzligen Samen keine gefunden, die einen merkbar länglicheren Körnertypus aufgewiesen hätten.

Von einer unabhängigen Vererbung der Stärkekörnergestalt und dem Aussehen der Samenoberfläche kann bei der Kreuzung glatter und runzlicher Erbsen also keine Rede sein.

Unabhängig von der Tatsache, daß die beiden Merkmale: Gestalt der Stärkekörner und der Samenoberfläche in bestimmter Weise fest miteinander verknüpft sind, ist die Frage zu untersuchen, ob es sich hier um ein selbständiges Merkmal im Sinne Correns' (vergl. S. 198) handelt. Die Vorstellung, daß hier zwar selbständige, d. h. auf ver-

schiedenen Faktoren beruhende Merkmale vorhanden sind, die absolut oder doch sehr fest miteinander gekoppelt sind, findet eine gewisse Stütze in den gar nicht seltenen Fällen, wo scheinbar einheitliche, d. h. durch denselben Faktor bedingte Merkmale doch einmal voneinander getrennt aufgefunden wurden und sich als unabhängig spaltende und damit natürlich selbständige (durch verschiedene Faktoren bedingte) Merkmale erwiesen. Bei den Erbsen ist etwas derartiges z. B. von dem Merkmal der roten Blattachsen bekannt. Fast alle rotblühenden Erbsensorten besitzen dort, wo die Nebenblätter dem Stamm ansitzen, einen mehr oder minder breiten Ring, der den weißblühenden Erbsen immer fehlt. Man kann nun sowohl annehmen, daß das Merkmal rote Blüte und rote Blattachsen vom gleichen Erbfaktor bedingt wird, als daß hier zwei Faktoren vorliegen, die miteinander fest gekoppelt, oder in ihrer Wirkungsweise sonstwie voneinander abhängig sind. Daß die letzte Ansicht die richtige ist, ließ sich beweisen, nachdem man eine Erbsensorte fand, die zwar rot blühte, aber keinen Blattmakel besaß. Diese gab mit weißen, ebenfalls makelfreien Erbsensorten gekreuzt, rotblühende Bastarde mit rotem Makel. In der zweiten Generation trat Spaltung der rotblühenden in solche mit und solche ohne Makel ein. (Die weißen sind, wie immer, makellos). Das läßt mit Sicherheit darauf schließen, daß die Merkmale rote Blütenfarbe und rote Blattachsen von verschiedenen Faktoren bedingt, also selbständig sind. Unabhängig sind sie insofern nicht, als das Merkmal rote Blattachsen nur in Erscheinung treten kann, wenn außer dem Faktor für Blattmakel auch ein Faktor für Farbstoffbildung vorhanden ist. Bei dem uns hier interessierenden Merkmal der Gestalt der Stärkekörner würden wir uns also zu denken haben, daß entweder der die Gestalt bedingende Faktor fest mit dem Faktor für die Samenoberfläche gekoppelt ist, oder daß ähnlich wie bei dem eben geschilderten Fall der Faktor für längliche Stärke nur wirken kann, wenn er mit dem Faktor für glatte Samenoberfläche vereinigt ist. Beweisen läßt sich die Richtigkeit einer dieser Annahmen aber nicht, ehe nicht glattsamige Erbsen mit runden Stärkekörnern gefunden werden; andererseits läßt sich auch nicht nachweisen, daß diese Vorstellung falsch ist. Es scheint sogar einiges für ihre Richtigkeit zu sprechen. Zunächst verhält sich das Gestaltsmerkmal der Stärke bei der Bastardierung anders, als das Merkmal der Samenoberfläche. Ersteres zeigt typisch intermediäre Vererbungsweise, letzteres ist im Bastard dominierend. Ferner zeigt das Merkmal länglichere oder runde Stärkekörner schon in einem sehr frühen Entwicklungsstadium des Embryo ausgeprägt, zu einer Zeit, wo in bezug auf die Samenoberfläche noch keine Unterschiede

Tabelle VIII.

Verhältnisse der Länge und Breite von je 100 Stärkekörnern aus Samen von homozygotisch glattsamigen Pflanzen der dritten Generation der Kreuzung „Mammut  $\times$  Goldkönig“.

Lfd. Nr.	Kultur-jahr	Pflanzen-Nr.	Nr. des Samens	Mittelwert des Längen-Breitenverhältnisses aus 100 Körnern	Breitenindex	Zahl der Körner von einem Längen-Breitenverhältnis															
						1,0	1,1	1,2	1,3	1,4	1,5	1,6	1,7	1,8	1,9	2,0	2,1				
32	1919	74/10	I	$1,406 \pm 0,021$	71,12	3	6	13	23	18	11	15	4	4	2	1	—				
33			II	$1,330 \pm 0,020$	75,19	8	12	10	26	22	8	11	1	1	—	—	1				
34	1919	74/29	I	$1,352 \pm 0,023$	73,96	13	9	9	22	18	6	10	8	4	1	—	—				
			II	$1,400 \pm 0,024$	71,43	8	10	6	25	14	9	10	5	10	3	—	—				

zwischen glattsamigen und runzligen Erbsen erkennbar sind. Zuletzt noch ließe sich einwenden, daß nicht einzusehen wäre, in welchen Beziehungen die Gestalt der Stärke zu dem Aussehen der Samenoberfläche stehen sollte.

Diesem letzten Gedanken, daß die Annahme eines einzigen Faktors für zwei oder mehr Eigenschaften eines Organismus sich auf erkennbare Zusammenhänge der Eigenschaften stützen müsse, entspringt wohl auch die Ablehnung der Auffassung, daß die sog. pleiotropen Faktoren Heribert Nilssons<sup>1)</sup> bei den Salix-Kreuzungen die letzten Erbeinheiten seien<sup>2)</sup>. Es ist nun zuzugeben, daß die Annahme eines einzigen Faktors für verschiedene erkennbare Einzeleigenschaften nur dann etwas für sich hat, wenn wir die Wechselbeziehungen zwischen diesen Eigenschaften kausalanalytisch ergründen, oder uns doch wenigstens ein Bild von dem Zusammenhang dieser Eigenschaften machen können. So ist es z. B. verständlich, daß die Größe der Blüten, Blätter, Sproßglieder usw. einer pflanzlichen Riesenform von einem einzigen Größenfaktor abhängen können. Bei andern Merkmalskomplexen ist dagegen eine Annahme mehrerer gekoppelter Faktoren die ungezwungenere. Die Eigenschaftskomplexe der Önotheren scheinen nach den Untersuchungen Renners<sup>1)</sup> sicher zu der letztgenannten Kategorie zu gehören. Bei der Rotfärbung des Weizens und der Struktur des „Innenhäutchens“<sup>2)</sup> gibt es keinerlei Anhaltspunkte für die Richtigkeit der einen oder der anderen

<sup>1)</sup> Heribert Nilsson 1919.

<sup>2)</sup> Vergl. das Referat von Renner im Biol. Centralbl. 1919, S. 479.

<sup>3)</sup> Renner 1919.

<sup>4)</sup> Nilsson-Ehle 1914.



Annahme. Für den Merkmalskomplex der Samengestalt bei Mar- 4  
 glattsamigen Erbsen liegen nun die Verhältnisse so, daß ein  
 Zusammenhang zwischen Oberfläche der Kotledeonen, Inhalt  
 Absorptionskapazität beim Quellen und Korrosionserscheinungen  
 Stärkekörnern unverkennbar sind, so daß wir hier gezwungen  
 alle diese Erscheinungen nur einen einzigen Faktor anzunehmen. Wir  
 haben also in dieser Beziehung einen vollkommenen Parallelismus zu  
 dem des runzligen Zuckermais, dessen Einzeleigenschaften, chemische  
 Zusammensetzung des Endosperms, glasige Beschaffenheit der Waben,  
 Wasserverlust, runzlige Oberfläche usw. von Correns<sup>1)</sup> als 1. Ursache  
 für unselbständige Merkmale angeführt werden. Was nun die Ab-  
 hängigkeit des Merkmals der Stärkegestalt von dem Faktor ist,  
 der auch das Aussehen der Samenoberfläche bestimmt, betrifft, so  
 ist auch hier eine Beziehung beider Eigenschaften zueinander anzunehmen.  
 Die Stärkekörner der Pflanzen sind ja, wie man aus den Untersuchungen  
 Nägelis und A. Meyers weiß, Gebilde kristalloider Natur und  
 dürften daher in bezug auf Entstehung und Wachstum ähnlichen Gesetzen  
 gehorchen, wie es andere kristallisierende Verbindungen tun.  
 Für zwei anorganische Verbindungen, das Kaliumsulfat und das Koch-  
 salz ist es nun durch die Untersuchungen von Marc<sup>2)</sup> und seinen Mit-  
 arbeitern nachgewiesen worden, daß der Kristallhabitus dieser Salze  
 sich ändert, wenn man der Mutterlauge gewisse gelöste Stoffe (bestimmte  
 Farblösungen, Formamid, Harnstoff) zusetzt. Besonders schöne Resul-  
 tate erhielt Ritzel<sup>3)</sup> beim Kochsalz. Dieses kristallisiert bekanntlich  
 in Oktaedern und Würfeln. Durch Zusatz von Formamid oder Harn-  
 stoff in bestimmten Konzentrationen erhielt es Ritzel nun in seine  
 Hand, nur Oktaeder, oder Würfel, oder Kuboktaeder hervorzurufen.  
 Mit diesen Versuchsergebnissen ist also in diesem Falle eine Abhängig-  
 keit der Gestalt von Kristallen nicht nur von der chemischen Natur  
 des kristallisierenden, sondern auch von den in der Lösung vorhandenen  
 Begleitstoffen nachgewiesen. Wie Marc und Ritzel diese Beeinflussung  
 erklären, soll hier nicht weiter ausgeführt werden, uns interessiert hier  
 nur die Tatsache, daß eine Beeinflussung der Kristallgestalt durch  
 fremde Begleitstoffe möglich ist. In ganz analoger Weise ließe sich  
 nämlich auch das Entstehen der verschieden gestalteten Stärke in der  
 runzligen und glatten Erbse verstehen. Machen wir die an und für  
 sich sehr wahrscheinliche Annahme, daß schon in den Zellen des jungen

<sup>1)</sup> Correns 1901, S. 2.

<sup>2)</sup> Marc und Wenk 1910.

<sup>3)</sup> Marc und Ritzel 1911.

Man findet in Embryonen andere chemische Verbindungen oder doch andere Konzentrationen derselben Verbindungen, spez. niederer und höherer Ordnung vorhanden sind, als in den glattsamigen Erbsen, so hat der Forscher festgestellt, daß infolge der in den beiden Erbsensorten herrschenden verschiedenen chemischen Verhältnisse einmal die Bildungsbedingungen für mehr rundliche, das andere mal für mehr längliche Stärkekörner gegeben wären, durchaus nichts Befremdendes mehr. Und dies umsomehr, als wir ja aus dem verschiedenen Ausfall der Messungen verschiedener Kulturen wissen, daß die Gestalt der Stärke Schwankungen unterworfen ist, die sicher auf eine Abhängigkeit der Stärkegestalt von einstellungsabhängigen, leicht näher nachweisbaren Bedingungen hindeuten. Wir hätten unter diesen Umständen also bei den glatten und runzligen Erbsen nur einen grundlegenden Unterschied, das wäre die Eigenschaft, nach dem Monohybridenschema spaltende Grundeigenschaft der chemischen Konstitution des Samens. Diese Konstitution würde einmal das äußerlich sichtbare Merkmal: die runzlige Samenoberfläche mitsamt den Verschiedenheiten im Absorptionsvermögen usw. hervorrufen, dann aber auch in ähnlicher Weise, wie die in den anorganischen Salzen zugesetzten Verbindungen in den Experimenten von Marc und Ritzel, den Bildungsprozeß der Stärkekristalloide so beeinflussen, daß einmal rundliche, einmal längliche Stärkekörner entstehen<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> Vielleicht könnte es nun scheinen, als ob nach dem oben Gesagten zwar die Schwierigkeit, die Einwirkung desselben Faktors auf die Stärkegestalt und die Samenoberfläche zu verstehen, aus dem Wege geräumt sei, daß aber dafür jetzt unverständlich wäre, wieso die charakteristische Spaltenbildung und der Zerfall der Markstärke mit den andern Sameneigenschaften im Zusammenhang stände. Denn wenn man auch dem Beispiel der Kristallisation des Kochsalzes entsprechend annimmt, daß die verschiedenen chemischen Lösungen in den Zellen von Mark- und glattsamigen Erbsen die Gestalt der Körner beeinflussen, so gibt es doch wieder keinen Fingerzeig, wie man sich aus der Anwesenheit dieser chemisch verschiedenen Lösungen jetzt auch bei der einen Erbse Spaltenbildung und Zerfall, bei der andern das Intaktbleiben der Körner denken soll. Diese Schwierigkeit besteht meines Erachtens aber nur dann, wenn man die chemischen Differenzen in den Zellen der runzligen und glatten Samen nicht als Reaktionen der ihrem wirklichen Wesen nach unbekannten Gene ansieht, sondern als die Unterschiede der Erbfaktoren selber. Stellt man sich aber vor, daß die Unterschiede der Gene glatter und runzlicher Erbsen nicht bloß in irgend einer chemischen Verschiedenheit liegen, sondern daß ihnen auch ein besonderes Regulationsvermögen für die Gesamtheit aller aufeinander folgenden und ineinander greifenden chemischen Reaktionen zukäme, so wäre diese Schwierigkeit überwunden. Es würde in unserem Falle der Faktor für glatte Samenoberfläche nicht bloß eine besondere chemische Konstitution der Zelle hervorrufen, aus der dann gewissermaßen die andern Eigenschaften von selbst sich entwickelten, sondern er würde in den Ablauf der Reaktionskette dauernd

Die Schwierigkeit, die wie erwähnt noch darin zu liegen scheint, daß die Merkmale der Samenoberfläche und der Stärkegehalt sich bei der Kreuzung verschieden verhalten, — Dominanz des einen, intermediäre Ausprägung des andern im Bastard — wird hinfällig, wenn man bedenkt, daß es sich bei dem einen Merkmal um ein quantitatives (meßbare Größenverhältnisse), bei dem andern aber um ein Merkmal handelt, das zahlenmäßig nicht charakterisierbar ist und daher eine event. schwächere Ausprägung im Bastard, die bei den meßbaren Unterschieden leicht ins Gewicht fiel, nicht so leicht als nachweisbar erscheinen läßt.

Zum Schlusse soll noch eine letzte einstweilen mögliche Erklärung des Zusammenwirkens mehrerer selbständiger Faktoren beim Zustandekommen eines scheinbar festen Merkmalskomplexes erörtert werden. Nach Beobachtungen von Nilsson-Ehle beim Hafer, Johannsens bei Bohnen, Tammes beim Lein scheint die Ausprägung eines Merkmals nicht nur von der Gegenwart des ihm zugrundeliegenden Faktors, sondern auch von der Gegenwart oder Abwesenheit von Faktoren, die andere Merkmale hervorriefen, bedingt oder doch beeinflußt zu sein. So vermag in den oben zitierten Fällen der Faktor für gelbe Spelzenfarbe beim Hafer<sup>1)</sup>, die Bildung der Grannen gänzlich zu hemmen. Bei den Bohnen ist dunklere Samenfarbe korrelativ verbunden mit größerer Samenlänge<sup>2)</sup>, beim Lein kann der Faktor für weiße Blütenfarbe die Wirkung der Breitefaktoren für die Blütenblätter hemmen<sup>3)</sup>. Für den Wildhafer-Merkmalsskomplex konnte Nilsson-Ehle das Vorliegen mehrerer selbständiger Faktoren für Begrannung, Behaarung, Brüchigkeit usw. wahrscheinlich machen, die in den Kultursorten allesamt durch einen einzigen Hemmungsfaktor unterdrückt werden, so daß sich der ganze Merkmalskomplex bei Kreuzung der Kulturformen mit spontan entstandenen Wildhafertypen wie ein einziges, regelrecht spaltendes Merkmal verhielt. Bei dem Merkmalskomplex des Erbsensamens ließe sich nun auch denken, daß es sich hier um mehrere selbständige, von besonderen Faktoren bedingte Einzeleigenschaften handle, deren Ausprägung von dem Vorhandensein oder Fehlen eines einzigen „Haupt“-

eingreifen indem er beispielsweise zunächst die Mengenverhältnisse Zucker : Dextrin : Amylose regulierte, vielleicht auch chemische Verschiedenheiten der Stärke selbst hervorriefe, daraus indirekt die Gestalt beeinflusste, dann das Intaktbleiben der Stärkekörner hervorriefe, während sein Partner in der Markerbse in allem diesem sich anders verhielte.

<sup>1)</sup> Nilsson-Ehle 1911.

<sup>2)</sup> Johannsen 1913, S. 351.

<sup>3)</sup> Tammes 1916.



faktors für die Samengestalt bedingt würde. Anhaltspunkte für eine derartige Gedankenkonstruktion liegen nun aber durchaus keine vor, höchstens, daß sich das verschiedene Verhalten der Einzelmerkmale, teils dominierend, teils intermediär, leicht verstehen ließe. Da aber nun, wie schon erwähnt, bei dem Merkmal der Samenoberfläche die Größe der Schrumpfung, die das Glattbleiben oder Runzligwerden der Oberfläche bestimmt, nicht untersucht, sondern nur beachtet wird, ob die Schrumpfung des Samens soweit ging, daß Runzeln auftraten, so ist es durchaus wahrscheinlich, daß die Unterschiede der Einzelmerkmale nur scheinbare sind. Einen Vorteil kann also die Annahme selbständiger Faktoren für die Einzeleigenschaften und deren Beeinflussung durch einen anderen Faktor nicht bringen, denn weder das Verständnis der Vorgänge bei der Vererbung des Merkmalskomplexes wird durch sie erleichtert, noch wird das Bild, das wir uns von diesen Vorgängen machen könnten, einfacher und ungezwungener. Die Auffassung der Einzeleigenschaften des Komplexes als unselbständige, d. h. durch den gleichen Faktor bedingte Merkmale bleibt nach meinem Dafürhalten die einfachste und wahrscheinlichste.

Zusammenfassend läßt sich über die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchungen kurz sagen:

1. Die Angabe, daß es sich bei dem Merkmalskomplex: glatte-runzlige Samenoberfläche bei der Erbse um eine Reihe von getrennt vererbbaaren Einzeleigenschaften handelt, ist irrig. Sie beruht teils auf einer unrichtigen Zusammenfassung der Versuchsergebnisse Darbishires durch den Autor selbst, teilweise auf seinem Irrtum, daß die Stärke der runzligen Erbse zusammengesetzt, die der glattsamigen einfach sei. Daß die Stärke der runzligen Erbse tatsächlich nur stark zerspalten, jedoch nicht zusammengesetzt ist, ergaben früher schon entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an noch unreifen Markerbsen. Für die Stärkekörner der Bastarde zwischen glatten und runzligen Erbsen, die wenigstens zu einem großen Teil zusammengesetzt sein sollen, läßt sich auch durch ihr Verhalten im polarisierten Licht zeigen, daß sie nur stark zerspalten, keineswegs aber wirklich zusammengesetzt sind.

2. Ein Teil der Einzeleigenschaften des Merkmalskomplexes glatte-runzlige Samenoberfläche ist sicher auf ein und denselben Faktor zurückzuführen, nämlich die Eigenschaften: zerspaltene oder intakte Stärkekörner, größerer oder geringerer Gehalt an Zucker und Dextrinen, höhere oder niedere Absorptionskapazität beim Quellen, runzlige oder glatte Samenoberfläche.

3. Auch für die Gestalt der Stärkekörner läßt sich eine Abhängigkeit von demselben Faktor, der die erwähnten Eigenschaften bedingt, verständlich machen.

Im Einzelnen wurde in dieser Arbeit die Variation der Gestalt der Stärkekörner im selben Samen, dann in verschiedenen Samen derselben Pflanze, in den Samen verschiedener Pflanzen aus dem gleichen und aus anderen Kulturjahren vergleichend untersucht. Des weiteren wurde das Verhalten der Gestalt der Stärkekörner in den Bastarden der ersten bis dritten Generation studiert und nachgewiesen, daß eine von den Samenmerkmalen unabhängige (getrennte) Vererbung des Merkmals der Stärkegestalt nicht vorkommt.

Dahlem, Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie, im März 1920.

### Zusammenstellung der zitierten Literatur.

- Correns, Bastarde zwischen Maisrassen. *Bibliotheca Bot.*, 1901.
- Darbishire, On the Result of Crossing Round with Wrinkled Peas, with Especial Reference to their Starch-grains. *Proceedings of the Royal Society, B*, Vol. 80, 1908.
- Johannsen, Elemente der exakten Erblchkeitslehre. II. Aufl. 1913.
- Kappert, Untersuchungen an Mark-, Kneifel- und Zuckererbsen und ihren Bastarden. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs.*, Bd. 13, 1915.
- Look, The present state of knowledge of heredity in *Pisum*. *Annals of the Royal Bot. Gardens Paradeniya*, 1908.
- Marc und Wenk, Über die Kristallisation aus wässerigen Lösungen. *Zeitschr. für phys. Chem.*, Bd. 68, 1910.
- Marc und Ritzel, Über die Faktoren, die den Kristallhabitus bedingen. *Ebendort*, Bd. 76, 1911.
- Meyer, A., Untersuchungen über die Stärkekörner. 1895.
- Nägeli, Die Stärkekörner. 1858.
- Nilsson, Heribert, Experimentelle Studien über Variabilität, Spaltung, Artbildung und Evolution in der Gattung *Salix*. *Lunds Universitets Årsskrift*, 1918, N. F., Bd. 14.
- Nilsson-Ehle, Über Fälle spontanen Wegfallens eines Hemmungsfaktors beim Hafer. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs.*, 1911, Bd. V.
- Zur Kenntnis der mit der Keimungsphysiologie des Weizens in Zusammenhang stehenden Faktoren. *Zeitschr. für Pflanzenzüchtung*, 1914, Bd. II.
- Renner, Zur Biologie und Morphologie der männlichen Haplonten einiger Önotheren. *Zeitschr. f. Bot.*, 1914.
- Tammes, Die gegenseitige Wirkung genotypischer Faktoren. *Recueil des Travaux botaniques Néerlandais*. Vol. XIII, 1916.
- Tschermak, Bastardierungsversuche an Lebköjen, Erbsen und Bohnen mit Rücksicht auf die Faktorenlehre. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs.*, Bd. VII, 1912.

# Die Vererbung von Abnormitäten bei Cyclops.

Von Dr. Friedrich Alverdes.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Halle.)

Mit 56 Textfiguren und 6 Tabellen.

(Eingegangen 18. April 1920.)

## Inhalt.

	Seite
I. Einleitung . . . . .	211
II. Material und Methoden . . . . .	213
III. Die normale Variationsbreite des fünften Fußes von <i>Cyclops viridis</i> . . .	217
IV. Beschreibung der Mißbildungen . . . . .	228
V. Der Verlauf der Zuchtversuche . . . . .	248
VI. Deutung der Befunde . . . . .	264
VII. Zusammenfassung . . . . .	272

## I. Einleitung.

Bei der Mehrzahl der Zoologen hat der Begriff der Zwischenrasse, welcher in der Botanik eine große Rolle spielt, bisher keinen Anklang gefunden. Das Merkmal einer pflanzlichen Zwischenrasse ist, daß sie auch bei Selbstbefruchtung nie völlig rein züchtet und daß sich die Zahl der „Erben“ weder durch positive Selektion nennenswert erhöhen noch durch negative wesentlich verringern läßt. Hierher gehören viele Rassen, die durch das regelmäßige Auftreten von Monstrositäten gekennzeichnet sind.

Wohl schwankt die Zahl der Erben von Generation zu Generation innerhalb gewisser Grenzen, die „Ursachen“ dieser Schwankungen sind jedoch noch nicht mit Sicherheit erkannt. Spezifische Verschiedenheiten, welche offenbar zwischen den einzelnen Pflanzenarten bestehen, erschweren überdies den Versuch einer Erklärung. So führt ein Teil der Autoren (de Vries u. a.) an, daß gute Lebenslage, ein anderer Teil



(Vöchting u. a.), daß schlechte Lebenslage die Zahl der Abnormitäten erhöhe. (Weiteres hierüber siehe unten.)

Ein Zufall spielte mir ein zoologisches Objekt in die Hände, an welchem ich den für eine Zwischenrasse charakteristischen Vererbungsmodus studieren konnte. Ein bestimmter Körperteil wurde bei den Mitgliedern der von mir gezüchteten Zwischenrasse durch die verschiedensten Abnormitäten befallen; diese letzteren verdankten offenbar sämtlich der gleichen genotypischen Veranlagung ihre Entstehung. Eine unter diesen Abnormitäten (eine überzählige Borste) trat immer nur bei denjenigen Individuen auf, welche unter den sich am raschesten entwickelnden Individuen einer Geschwisterschaft sich befanden, während alle anderen Abnormitäten nicht an eine besondere Entwicklungsgeschwindigkeit des Individuums gebunden erschienen. In dieser Feststellung scheint mir der Hauptwert der nachfolgenden Ausführungen zu liegen. Vielleicht vermag uns die Beachtung des gleichen Punktes bei Vornahme entsprechender Untersuchungen an anderen Tiergruppen dem Verständnis mancher bisher noch unklarer Vererbungserscheinungen näher zu bringen.

Unter den 41 Nachkommen eines ♀ von *Cyclops viridis* (Jurine), die alle dem gleichen Eisatz entstammten und die ich zusammen in einem Glase aufzog, zeigten sich 3 ♂♂, welche eine abnorme Bildung an einem der beiden rudimentären fünften Füße aufwiesen. Diese betraf bei dem einen Individuum den rechten, bei den beiden anderen den linken Fuß; außerdem war sie bei den drei Brüdern nicht etwa von der gleichen, sondern bei jedem von ihnen von besonderer Art.

Gerade das fünfte Fußpaar gilt wegen seiner konstanten, für jede Art charakteristischen Gestalt als eines der Hauptbestimmungsmerkmale der Cyclopiden. Da in den angeführten Fällen Abnormitäten bei drei Individuen auftraten, so stand zu vermuten, daß es sich nicht um einen bloßen „Zufall“ handelte, sondern daß dem Vorkommen eine genotypische Veranlagung der betreffenden Individuen zugrunde lag. Es schien mir daher wünschenswert, das Schicksal der drei Abnormitäten in bezug auf ihre Erblichkeit zu verfolgen.

Unter den hunderten von *Cyclops*-Individuen, insbesondere aus den Arten *viridis*, *strenuus*, *fuscus* und *albidus*, hatte ich bis dahin noch keines getroffen, das in irgend einer Hinsicht eine Abweichung vom Typischen aufwies. Erst später fand sich eine *viridis*-Larve, die in bezug auf das fünfte, und ein *albidus*-♂, das in bezug auf das sechste Beinpaar eine Abnormität zeigte. Auf diese zwei Individuen werde ich weiter unten genauer zurückzukommen haben.

Die Literatur, welche die Abnormitäten der Wirbeltiere behandelt, ist ungeheuer groß, und auch über die Vererbung derselben liegen eine Menge Angaben vor. Für Entomostraken ist die Zahl der Beobachtungen über Mißbildungen eine sehr beschränkte, und betreff der Vererbung solcher fand ich nichts verzeichnet.

Es gelang mir, die drei abnormen *viridis*-♂♂ mit ihren Schwestern zur Fortpflanzung zu bringen; weniger glücklich war ich bei dem erwähnten *albidus*-♂ und der *viridis*-Larve; beide gingen ohne Nachkommen zugrunde. Ersteres kam infolge eines Unfalls um, letzteres starb vor Erreichung der Geschlechtsreife. So beschränken sich meine Beobachtungen auf die Nachkommen jener drei abnormen ♂♂.

In vieler Hinsicht erscheint die Gattung *Cyclops* für Zuchtversuche recht geeignet, da sie sich durch rasche Generationsfolge und zahlreiche Nachkommenschaft auszeichnet. Demgegenüber ist aber als Übelstand hervorzuheben, daß *Cyclops* die Gefangenschaft nicht durch viele Generationen hindurch gut erträgt. Vielmehr zeigt sich bald eine Abnahme der Fruchtbarkeit (wie schon andere Autoren angeben), so daß die Zuchten nach etwa vier Generationen aussterben oder doch nur mehr eine so geringe Zahl von Nachkommen liefern, daß sich ein Weiterführen derselben nicht lohnt. Auch bei meinen Zuchten zeigte sich diese Erscheinung. Daher fand die Untersuchung rascher, als von mir beabsichtigt, ihr Ende. Immerhin lassen sich bei meinen Beobachtungen einige Ergebnisse feststellen, die neue Gesichtspunkte in die Frage nach der Vererbung von Mißbildungen hineinragen.

## II. Material und Methoden.

Mein Beobachtungsmaterial stammt, wie angeführt, sämtlich von dem einen ♀ ab, das in meinen Notizen als *viridis* 8 ♀ bezeichnet ist. Dasselbe wurde Ende Januar 1919 aus einem Tümpel auf den Passendorfer Wiesen (westlich Halle) eingetragen. Am 22. Februar isolierte ich es mit zwei Eipaketen am Abdomen in einem Glase, das 125 cm Wasser enthielt. Die Nauplien schlüpften am 24. Februar.

Die Mutter wurde, wie stets, sofort von den Jungen getrennt, da die sehr gefräßigen ♀♀ ihre eigene Nachkommenschaft nicht schonen. Überhaupt darf man nur Individuen von ungefähr dem gleichen Alter zusammen halten, da sonst die älteren die jüngeren verzehren. Ein Zuchtglas, das man sich selbst überläßt, zeigt keine Erhöhung seines Bestandes, vielmehr bleibt die Zahl der Individuen ständig eine ver-

hältnismäßig geringe, da die Tiere selbst durch ihren Kannibalismus einer Vermehrung entgegenwirken. Das ♀ *viridis* 8, welches vollkommen normal erschien, tötete ich, als die Jungen geschlüpft waren, da damals noch nicht die Absicht bestand, mit seiner Nachkommenschaft umfangreichere Zuchtversuche anzustellen.

In dem Stadium der geschlechtlich differenzierten Larve, welches dem der Geschlechtsreife unmittelbar vorangeht, wurden die jungen Individuen zum ersten Male genauer untersucht. In diesem Stadium ist das fünfte und sechste Fußpaar, auf welches ich in der Folgezeit mein Hauptaugenmerk richtete, bereits in der für ♂♂ und ♀♀ charakteristischen Weise ausgebildet (näheres siehe unten); Antennen und Rudersfüße tragen dagegen noch larvalen Charakter, außerdem ist das Abdomen erst viergliedrig. Wichtig ist es, schon die Larven einer Untersuchung zu unterwerfen und ♂ und ♀ Larven voneinander zu trennen. Denn wartet man den Eintritt der Geschlechtsreife ab, so haben die Geschwister die Möglichkeit, miteinander sich zu paaren, und können damit etwa beabsichtigte Zuchtversuche vereiteln.

Die Entwicklungsdauer der einzelnen Individuen ist, auch bei Vollgeschwistern, die aus dem gleichen Eisatz stammen und im gleichen Glase gehalten werden, eine ganz verschiedene; dieselbe kann sich in 3—4 Wochen vollziehen, nimmt aber bei anderen Individuen ebenso viel Monate in Anspruch. Ich vermag nicht anzugeben, ob dies Verhalten ein natürliches ist, oder ob die beobachteten Zeitunterschiede auf Rechnung der Gefangenschaft zu setzen sind. Doch ist das eine Frage für sich; ich verdanke dem Umstande, daß in meinem Material bei Geschwistern die Entwicklung unter Umständen ganz verschieden rasch verlief, eine sehr wichtige Beobachtung.

Die Paarungen, welche ich ansetzte, sind in einem der folgenden Abschnitte genauer beschrieben. Anfangs war es mein Bestreben, alle Tiere unter möglichst gleichartigen Bedingungen zu halten. Als einzige Verschiedenheit in den dargebotenen Verhältnissen wäre nur der Umstand anzuführen, daß der Rauminhalt der Gläser, in welchen die junge Brut aufgezogen wurde, nicht überall der gleiche war. Derselbe schwankte zwischen 50 und 125 cm. In den kleineren Gläsern wurden nur Tiere, die aus einem einzigen Eisatz stammten, aufgezogen; in solchen von 125 cm vereinigte ich dagegen zuweilen die Individuen zweier oder dreier Eisätze desselben ♀. Daß diese unterschiedliche Behandlung einen Einfluß auf die Entwicklung der Tiere gehabt hätte, wurde nicht beobachtet.



Auch in meinen Notizen führte ich die aus den verschiedenen Eisätzen stammenden Tiere nicht immer getrennt, da anfangs kein Grund vorzuliegen schien, diesen Umstand besonders zu berücksichtigen. Als später die Wichtigkeit gerade dieses Punktes immer mehr hervortrat, zeigte es sich, daß glücklicherweise für die Mehrzahl der Fälle die Aufzeichnungen hinreichend ausführlich vorlagen. Eine Anzahl Zuchten, bei denen die Ergebnisse mehr summarisch notiert waren, ergab allerdings nachträglich nicht mehr ein so klares Bild. Ich beabsichtigte daher, die Zuchten unter verschärfter Kontrolle fortzuführen; dies scheiterte leider daran, daß dieselben nach der dritten Generation eingingen.

Sämtliche Zuchtgläser befanden sich ständig auf dem Fensterbrett eines nach Norden belegenen Zimmers, in welchem die Temperatur während der kalten Jahreszeit zwischen 10 und 12° C, in der warmen zwischen 15 und 20° schwankte. In jeden Zuchtbehälter waren einige Zweige von Wasserpflanzen, insbesondere von *Elodea* eingesetzt. Um die Nahrungsbedingungen für alle Tiere möglichst gleichartig zu gestalten, wurde in alle Gläser jede acht Tage die gleiche Menge von Infusorienwasser getropft, in welchem sich neben einer großen Zahl von Ciliaten ein- und vielzellige Algen und Rotatorien befanden. Alle diese Organismen werden von *Cyclops* gefressen.

Eine Untersuchung der Tiere fand unter dem Mikroskop auf einem Objektträger ohne Deckglas statt. Dem Wasser wurden sie einzeln mit einem kleinen Löffel (Senflöffel aus Horn) entnommen. Diese Behandlungsweise vertrugen die Tiere durchweg gut. Zuweilen erschwerte ihre Lebhaftigkeit die Beobachtung, doch konnte man bei einiger Geduld damit rechnen, daß alle für die Untersuchung in Betracht kommenden Körperteile zu Gesicht kamen.

Die Larvenhäute und die abgestorbenen oder fixierten Tiere wurden zur Anfertigung von Totalpräparaten verwendet; nach diesen wurden die Abbildungen gezeichnet. Eine Ausnahme bildet die Fig. 26, für welche nur eine Skizze nach dem lebenden Objekt vorlag. In der Nomenklatur folge ich ausschließlich Schmeil; ich lasse also alle Fragen der Priorität und Systematik unberücksichtigt.

Bei meinen Versuchen wurde meist jedes ♂ mit mehreren ♀♀, jedes ♀ dagegen stets nur mit einem ♂ gepaart; denn da das ♀ den Samen im Receptaculum seminis speichert und dieser Vorrat für mehrere Eiablagen ausreicht, so wäre es unmöglich, den Vater der jungen Tiere festzustellen, wollte man das ♀ von mehreren ♂♂ begatten lassen.

Das Höchstalter, welches die Nachkommen des ♀ *viridis* 8 erreichten, war fünf Monate; ich habe jedoch andere Individuen von *Cyclops viridis* gehalten, die um einige Monate älter wurden. Zur Eiablage schritten die ♀♀ höchstens sechsmal.

Da das ♂ mit mehreren ♀♀, das ♀ aber nur mit einem ♂ gepaart wurde, so konnte eine eindeutige Benennung der Zuchttiere am besten nach der Mutter erfolgen. Letzteres geschah in der Weise, daß zur Bezeichnung der Generationen abwechselnd Zahlen und Buchstaben verwendet wurden. Die in Einzelhaft gehaltenen Individuen der ersten Generation hießen also 8A ♂ bis 8M ♀; die Nachkommen von 8M ♀ beispielsweise wurden 8M1 ♂, 8M2 ♀, 8M3 ♀ usw. genannt, die Nachkommen des letztgenannten ♀ wiederum 8M3A ♂ usw. Für die Reihenfolge der Numerierung war lediglich der Zeitpunkt der Isolierung des einzelnen Individuums maßgebend, dabei wurden ♂♂ und ♀♀ nicht gesondert, sondern durchlaufend gezählt.

In der Hauptsache wurden Geschwister miteinander gepaart; denn da der Prozentsatz der Abnormitäten ein sehr niedriger war, so stand zu hoffen, falls sich die Abnormitäten als rezessives Merkmal vererben würden, daß sich dann wenigstens in einigen Fällen die Zahl der „Erben“ im Laufe der Generationen erhöhte. (Warum dies nicht geschah, soll später erörtert werden.)

Neben dieser Zucht hielt ich normale Kontrollzuchten unter genau den gleichen Bedingungen. Dieselben stammen von den beiden normalen ♀♀ *viridis* 17 und 20 ab; die beiden Familien wurden nur durch Geschwisterpaarung fortgeführt. Auch bei ihnen nahm die Fruchtbarkeit von Generation zu Generation sehr rasch ab. Im ganzen wurden untersucht: 591 ♂♂ und 553 ♀♀ aus der Nachkommenschaft des ♀ *viridis* 8, 712 ♂ und 667 ♀ Individuen der Kontrollzuchten, dazu etwa 500 Wildfänge aus verschiedenen Teilen der Umgebung Halles.

Es scheint mir wünschenswert, ganz kurz die Morphologie der in Frage kommenden Teile auseinanderzusetzen, bevor ich in meinen Ausführungen fortfahre. Bei *Cyclops* folgen hinter dem vierten Paar wohlentwickelter Ruderfüße am fünften Thoraxsegment die beiden sogenannten rudimentären fünften Füße. (Sechste Thorakopodite nach der Bezeichnung von Giesbrecht.) Diese Extremität (Fig. 1) besteht aus einem Basal- und einem Endglied. Das erstere ist bei *Cyclops viridis* lateralwärts verbreitert und trägt an der seitlichen Spitze eine Borste. Das Endglied ist mit einer apikalen Borste und einem dem Innenrande angehörigen Dorne versehen. Die Borste des Basalgliedes und die des

Endgliedes ist meist gefiedert; wo die Fiederung fehlt, kann man im Zweifel sein, ob sie überhaupt nicht ausgebildet oder im Laufe des Lebens allmählich abgerieben wurde. Manche Autoren haben die Fiedern gänzlich übersehen. Beiste Borsten sind passiv beweglich.

Das rudimentäre sechste Füßchenpaar (siebente Thorakopodite Giesbrechts) ist dem ersten Abdominalsegment angeheftet. Es stellt keinen abgegliederten Anhang des Körpers dar, sondern wird nur durch drei Dornen oder Borsten angedeutet; diese überdecken die Geschlechtsöffnung und bilden vielleicht einen gewissen Schutz für letztere. Beim ♂ liegt die Extremität mehr der Ventralseite, beim ♀ mehr der Dorsalseite genähert (Fig. 2 und 3).

Beim ♂ besteht sie aus einem kräftigen Dorn und zwei weiter dorsalwärts gelegenen Fiederborsten (Fig. 2 und 42); die dorsale Borste ist immer die längste, die mittelständige ist bald länger, bald kürzer als der ventrale Dorn. Alle drei Anhänge sind passiv beweglich. Beim ♀ (Fig. 3 und 47) ist die Extremität noch weiter reduziert als beim ♂; es finden sich zwei winzige Dornen und dorsal von ihnen eine gefiederte Borste. Nur diese letztere besitzt passive Beweglichkeit.

Der sechste Fuß der geschlechtlich differenzierten Larve gleicht dem des fertigen Tieres in hohem Maße; die für ♂ und ♀ charakteristischen Unterschiede sind bereits voll entwickelt. Dagegen ist im vorhergehenden Stadium (dem vorletzten Larvenstadium) die Beschaffenheit des sechsten Fußes bei beiden Geschlechtern noch die gleiche: Er wird repräsentiert durch einen langen Dorn und eine befiederte Borste (Fig. 41). Die Geschlechter sind hier nur an den Antennen zu unterscheiden (vergl. Claus).

Aus Gründen, die in den Grenzen der Arbeitsleistung eines einzelnen Untersuchers gelegen sind, wurden die Beobachtungen im wesentlichen auf das fünfte und sechste Füßchenpaar beschränkt. Von jeder Generation griff ich jedoch auch eine Anzahl Individuen heraus, um sie auf die Beborstung der vier Schwimmfußpaare zu prüfen. Diese letztere Untersuchung förderte keine Abnormitäten zutage, vielleicht, weil die Prozentzahl der Mißbildungen zu gering ist, um durch Stichproben erfaßt zu werden.

### III. Die normale Variationsbreite des fünften Fußes von *Cyclops viridis*.

Im Laufe der Untersuchung stellte sich mehr und mehr die Notwendigkeit heraus, die Grenzen der normalen Variabilität des fünften



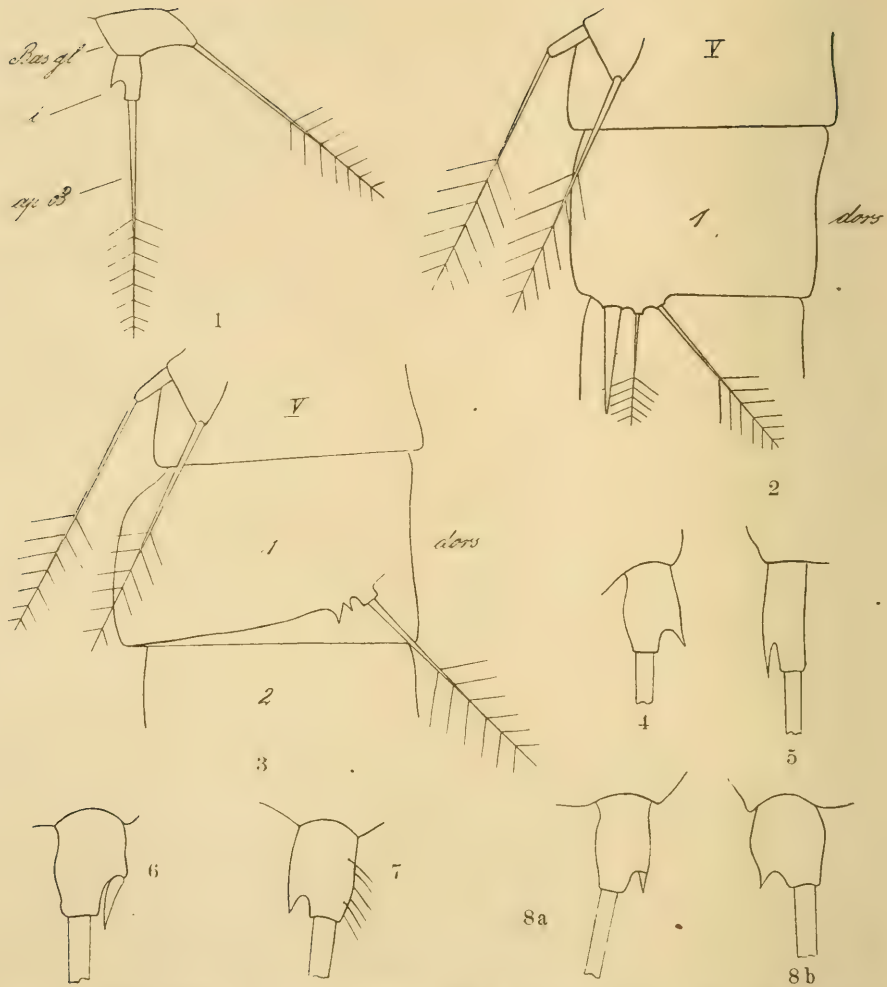


Fig. 1. *Cyclops viridis*. Normaler linker 5. Fuß in Ventralansicht. Bas. gl. Basalglied.

i. Innenranddorn. ap. B. Apikalborste. Fig. 1—3 Vergrößerung 265  $\times$ .

Fig. 2. ♂ differenzierte Larve. 5. und 6. Fuß in Seitenansicht. V. 5. Thorakalsegment.

1. 1. Abdominalsegment. dors. Dorsalseite.

Fig. 3. ♀ differenzierte Larve. Bezeichnungen wie in Fig. 2.

Fig. 4—11. Normale Variationsbreite des Endgliedes des ♀ 5. Fußes. Basalglied und Apikalborste nur angedeutet. (Bei den Fig. 4—51 ist die Vergrößerung 530  $\times$ .)

Fig. 4 und 5. Der Innenranddorn ist ein einfacher Chitinvorsprung.

Fig. 6. Der Innenranddorn ist beweglich.

Fig. 7. Endglied mit Haaren am Außenrande.

Fig. 8a und b. Variation zwischen rechter und linker Körperseite.

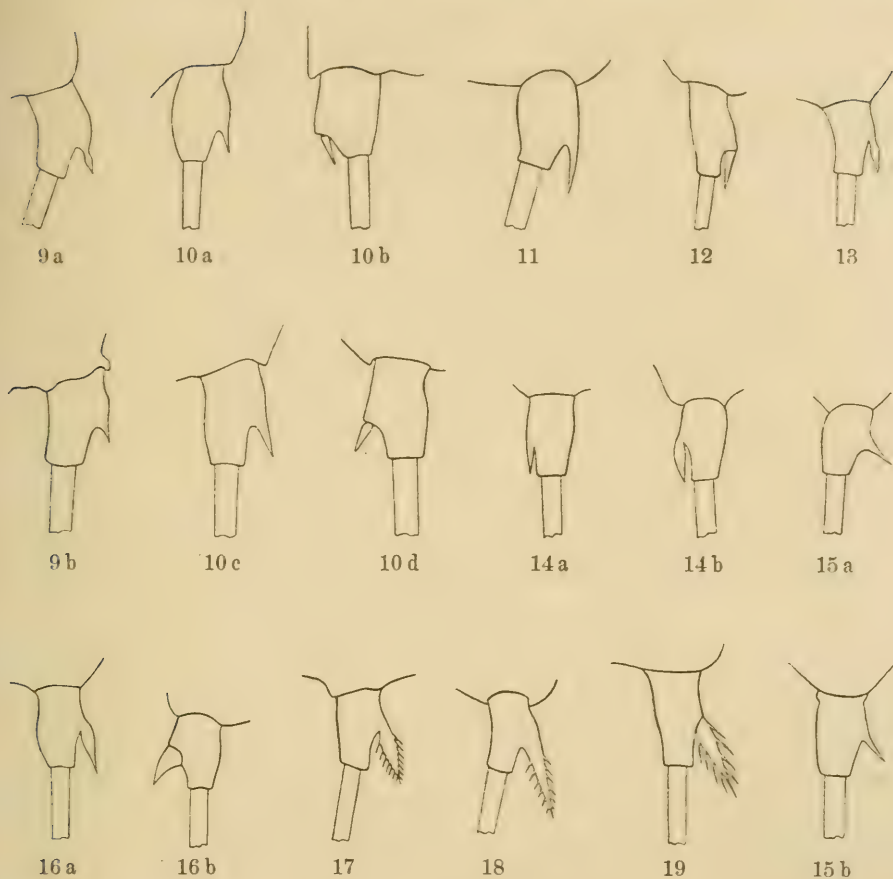


Fig. 9. Variation von Häutung zu Häutung. a. vor, b. nach der letzten Häutung.

Fig. 10a und b. Endglieder des 5. Fußpaares einer ♀ differenzierten Larve. c und d.

Dieselben bei dem gleichen Individuum nach der letzten Häutung.

Fig. 11. Endglied des rechten 5. Fußes eines ♀. Der Innenranddorn überragt das Endglied.

Fig. 12–16a. Normale Variationsbreite des Endgliedes des ♂ 5. Fußes.

Fig. 12. Innenranddorn beweglich.

Fig. 13. Innenranddorn schwach kolbig verdickt.

Fig. 14 und 15. Normales Endglied eines ♂. a. vor, b. nach der letzten Häutung.

Fig. 16. 8G4C ♂. Endglieder des 5. Fußpaares. a. rechter Innenranddorn normal (schwach kolbig verdickt). b. linker Innenranddorn abnorm vergrößert.

Fig. 17–23. Abnorme Innenranddorne von ♂ Individuen aus der Nachkommenschaft des ♀ *viridis* 8.

Fig. 17. 8G2A ♂. Rechter Innenranddorn behaart.

Fig. 18. 8F2 ♂. Rechter Innenranddorn behaart.

Fig. 19. 8N2 ♂. Rechter Innenranddorn behaart.

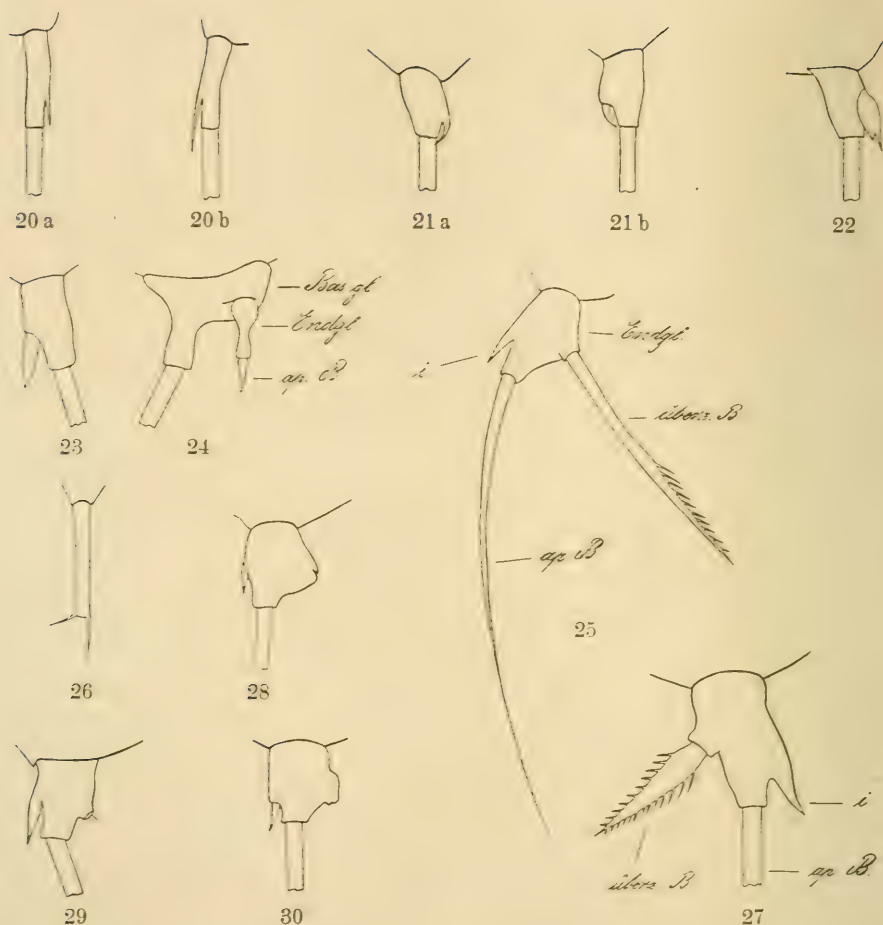


Fig. 20. 8M10 ♂. Endglieder des 5. Fußpaares abnorm verschmälert.

Fig. 21. 8J6 ♂. Rechter und linker Innenranddorn abnorm gekrümmt.

Fig. 22. 8G3 ♂. Rechter Innenranddorn abnorm verdickt.

Fig. 23. 8F5 ♂. (Geschlechtlich differenzierte Larve.) Linker Innenranddorn abnorm verdickt.

Fig. 24. 8A ♂. Verkümmerte rechter 5. Fuß. *Bas. gl.* Basalglied. *Endgl.* Endglied. *ap. B.* Apikalborste.

Fig. 25. 8B ♂. Endglied des linken 5. Fußes mit überzähliger Borste. *Endgl.* Endglied. *i.* Innenranddorn. *ap. B.* Apikalborste. *überz. B.* Überzählige Borste.

Fig. 26. 8C ♂. Verkümmerte Borste des Basalgliedes des linken 5. Fußes.

Fig. 27. Larve 21. Endglied des rechten 5. Fußes. Bezeichnungen wie oben.

Fig. 28. 8D1 ♂. Rudimentäre überzählige Borste am Endgliede des linken 5. Fußes.

Fig. 29. 8G1 ♂. Rudimentäre überzählige Borste am Endgliede des linken 5. Fußes.

Fig. 30. 8D6A ♂. (Geschlechtlich differenzierte Larve.) Desgl.



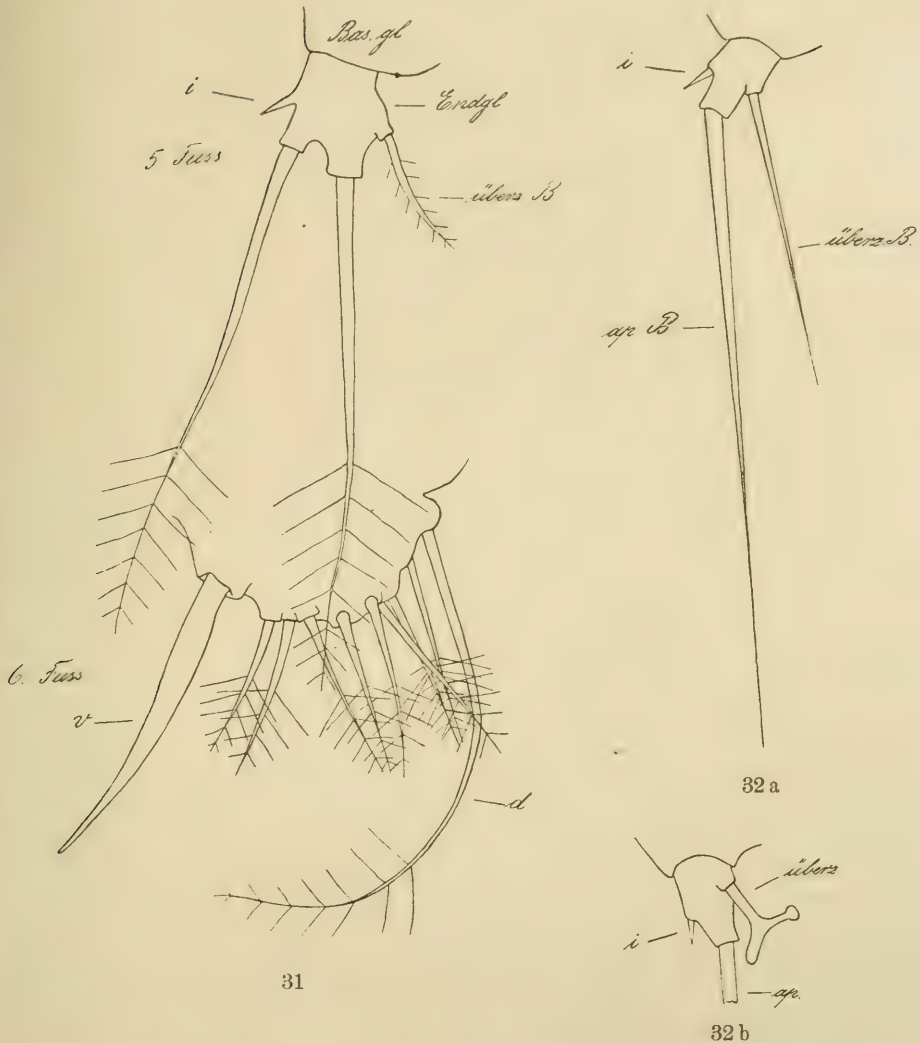


Fig. 31. 8E2 ♂. 5. und 6. Fuß der linken Körperseite. 5. Fuß: *Bas. gl.* Basalglied des 5. Fußes (nur das distale Ende dieses Gliedes ist angedeutet). *Endgl.* Endglied. *i.* Innenranddorn. *überz. B.* Überzählige Borste. Die Apikalborste ist verdoppelt. 6. Fuß: *v.* ventraler Dorn. *d.* dorsale Borste. Die Mittelborste ist verachtfacht.

Fig. 32. 8M4C ♂. Endglied des linken 5. Fußes. **a.** des Geschlechtstieres. **b.** der geschlechtlich differenzierten Larve. *i.* Innenranddorn. *ap. B.* Apikalborste (in der Zeichnung für die Larve nur angedeutet). *überz. B.* Überzählige Borste (bei der Larve in hammerförmiger Ausbildung).

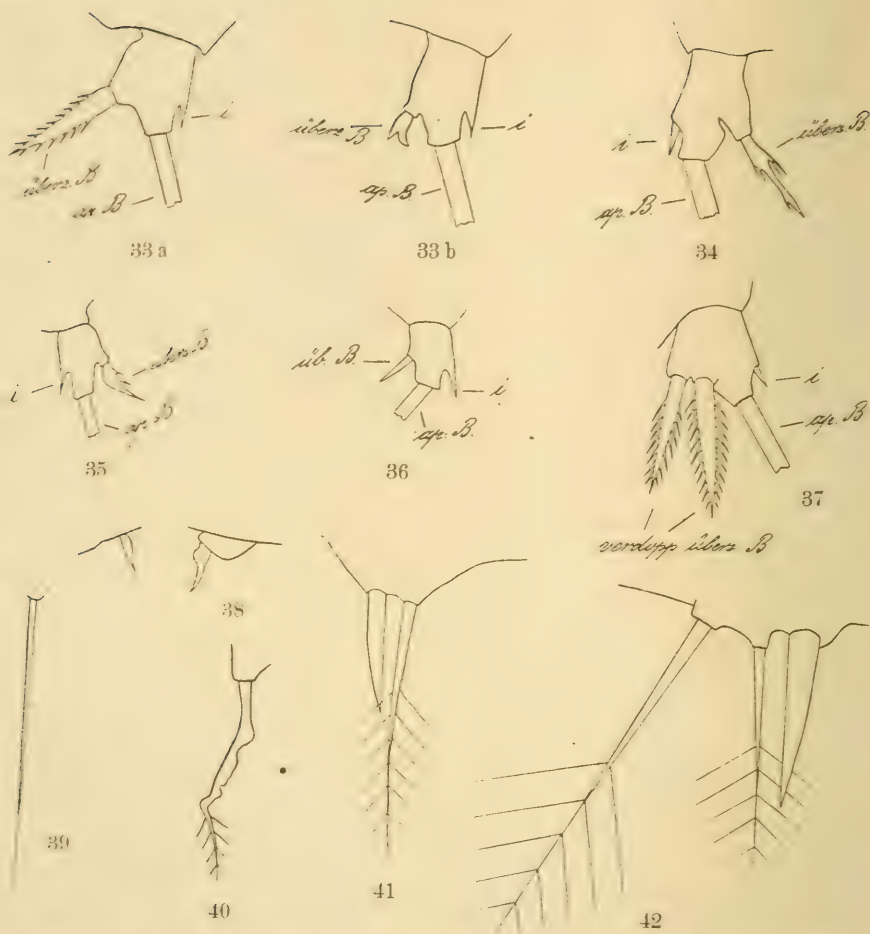


Fig. 33. 8D3 ♂. Endglied des rechten 5. Fußes. a. Geschlechtlich differenzierte Larve b. Geschlechtstier. *i*. Innenranddorn. *ap. B.* Apikalborste (angedeutet). *überz. B.* Überzählige Borste (bei der Larve in typischer Ausbildung, beim Geschlechtstier verkümmert).

Fig. 34. 8D6 ♂. Endglied des linken 5. Fußes.

Fig. 35. 8J4 ♂. Endglied des linken 5. Fußes.

Fig. 36. 8J5 ♂. Endglied des rechten 5. Fußes.

Fig. 37. 8N6 ♂. Endglied des rechten 5. Fußes. Überzählige Borste verdoppelt.

Fig. 38. 8E14 ♂. Verkümmerte rechter 5. Fuß.

Fig. 39. 8M3A ♂. Stark rückgebildeter rechter 5. Fuß. Derselbe besteht aus einem kleinen Stift (dem Reste des Endgliedes) und einer lateral davon auf einer Erhebung entspringenden Borste (welche der Borste des Basalgliedes des normalen Tieres entspricht).

Fig. 40. 8L4 ♂. Verkrüppelte Borste des Basalgliedes des rechten 5. Fußes.

Fig. 41. Linker 6. Fuß einer Larve von *Cylops viridis* im vorletzten Larvenstadium.

Fig. 42. Rechter 6. Fuß einer ♂ differenzierten Larve (im letzten Larvenstadium).

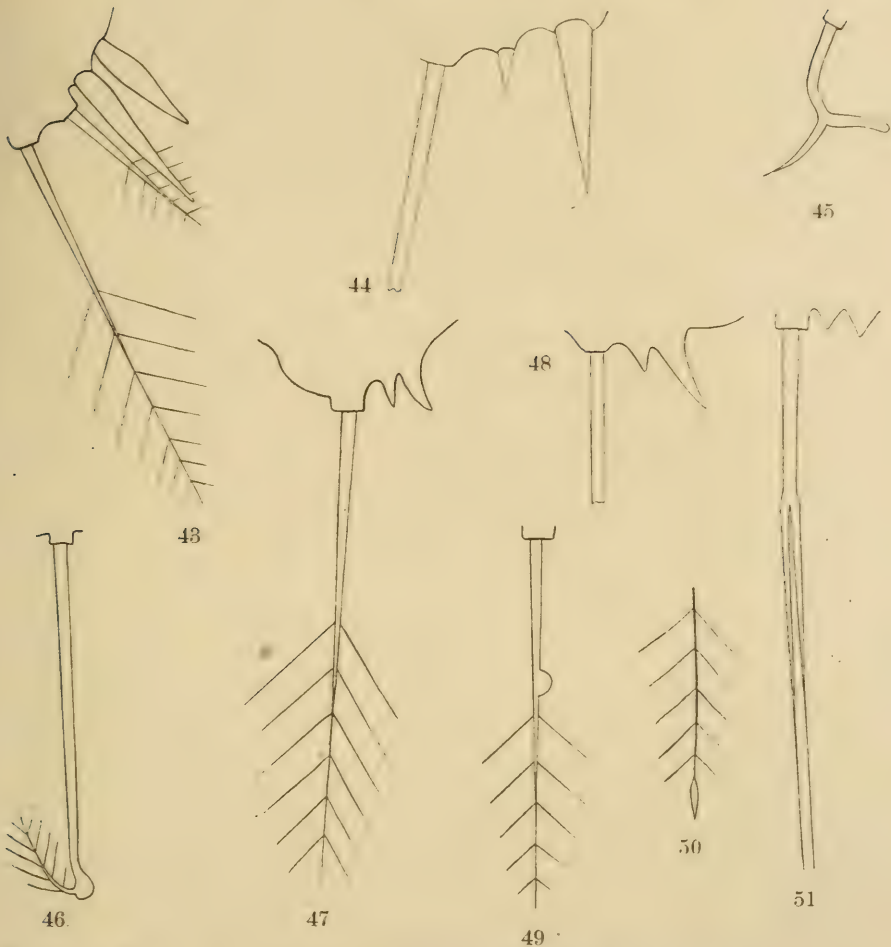


Fig. 43. 8N7 ♂. (Im letzten Larvenstadium) ventraler Dorn verdoppelt.

Fig. 44. Larve 21. Rechter 6. Fuß (in seiner Ausbildung die Mitte zwischen ♂ und ♀ haltend. Dorsale Borste in der Zeichnung nur angedeutet).

Fig. 45. 8F2 ♂. Dorsale Borste des rechten 6. Fußes; bei der geschlechtlich differenzierten Larve in hammerförmiger Ausbildung.

Fig. 46. 8L3 ♂. Dorsale Borste des rechten 6. Fußes; bei der geschlechtlich differenzierten Larve hakig gebogen.

Fig. 47. Normaler rechter 6. Fuß eines ♀.

Fig. 48. 8M3 ♀. Ventraler Dorn bei der ♀ differenzierten Larve vergrößert.

Fig. 49. Dorsale Borste des rechten 6. Fußes einer ♂ Larve. Die kugelige Verdickung in der Mitte der Borste war beim Geschlechtstier verschwunden.

Fig. 50. Ende der dorsalen Borste des 6. Fußes einer ♀ Larve. Die kolbige Verdickung an der Spitze zeigte sich nur im letzten Larvenstadium.

Fig. 51. 8D8 ♀. Rechter 6. Fuß. Dorsale Borste in ihrem distalen Teil bei geschlechtlich differenzierter Larve und Geschlechtstier verdoppelt.



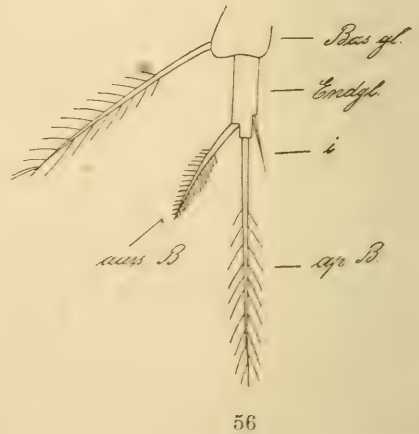
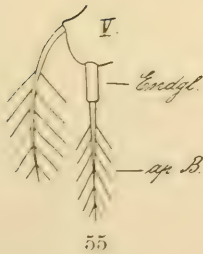
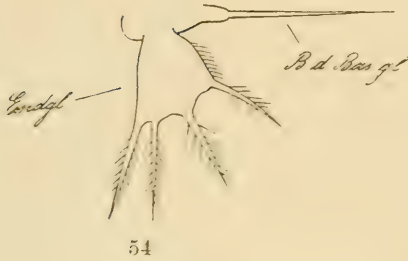
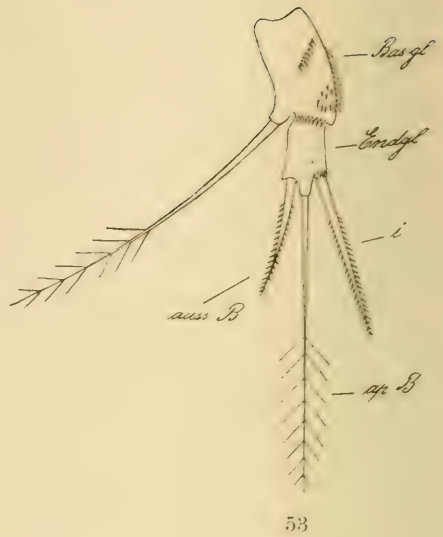
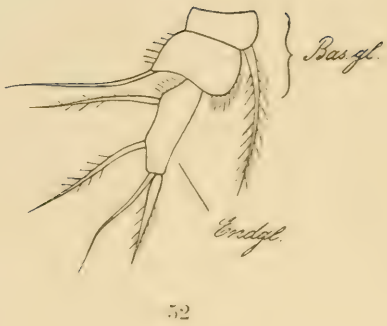


Fig. 52. *Cyclopina elegans* Scott. Rechter 5. Fuß (nach G. O. Sars). Bas. gl. das zweisegmentige Basalglied. Endgl. Endglied.

Fig. 53. *Cyclops fuscus* Jurine. Rechter 5. Fuß (nach Schmeil). Bas. gl. Basalglied. Endgl. Endglied. i. Innenborste. ap. B. Apikalborste. auß. B. Außenborste.

Fig. 54. *Hemicyclops aequoreus* Fisch. Linker 5. Fuß (nach Claus). B. d. Bas. gl. Borste des Basalgliedes.

Fig. 55. *Cyclops varicans* G. O. Sars. V. 5. Thorakalsegment.

Fig. 56. *Limnithona sinensis* Burckhardt. Rechter 5. Fuß (nach Burckhardt). Bas. gl. Basalglied. Endgl. Endglied. i. Innenranddorn. ap. B. Apikalborste. auß. B. Außenborste.

Füßchens von *Cyclops viridis* festzustellen, bevor sich über die Vererbung der Abnormitäten etwas Endgültiges aussagen ließ. Bisher liegen nur sehr wenige Versuche vor, die intraindividuelle Variabilität bestimmter Organe von Wirbellosen zu bestimmen; es sei hier an die diesbezüglichen Untersuchungen von Przibram über die Carapaxdimensionen bei brachyuren Krebsen erinnert. Vor allem aber gehören die Untersuchungen von Woltereck und seinen Schülern an *Daphnia* hierher. Mein Bestreben ging dahin, an möglichst zahlreichen Individuen von den verschiedenen Fundorten aus der Umgebung Halles die normale Variationsbreite des fünften Fußes zu untersuchen.

Die Autoren, welche Beschreibungen von *Cyclops viridis* lieferten, legten nur Wert darauf, durchschnittliche Mittelwerte für die einzelnen Merkmale zu finden: daher lassen sich ihre Arbeiten für den vorliegenden Zweck nicht verwerten.

Mit der Größe des Tieres schwankt natürlich auch die des fünften Fußes; da die ♀♀ fast durchgehend größer sind als die ♂♂, so ist im allgemeinen der Fuß eines ♀ größer als der eines ♂ (vergl. Fig. 4—14). Außerdem ist unabhängig von der Größe des Gesamttieres Länge und Dicke sowohl der Borste des Basalgliedes wie der Apikalborste innerhalb gewisser Grenzen Schwankungen unterworfen. Als Ursache für diese Differenzen gibt Hartmann bei *Cyclops strenuus* Temperaturunterschiede an.

Bei *viridis* zeigt das Endglied des fünften Fußes bezüglich seiner Gestalt eine große Variabilität. Das Längen-Breitenverhältnis ist bei verschiedenen Tieren ein ganz verschiedenes. Auch beim gleichen Individuum kann sich die Gestalt des Endgliedes von Häutung zu Häutung stark verändern (Fig. 9, 14 und 15) und oft ist sogar zwischen rechts und links ein Unterschied zu verzeichnen (Fig. 8a und b).

Diese Autonomie der beiden Körperhälften tritt auch in der Ausbildung des Innenranddornes und ganz besonders in der der weiter unten zu besprechenden überzähligen Borsten und sonstigen Abnormitäten hervor. Der Innenranddorn kann, worauf schon Schmeil hinweist, eine einfache Hervorragung des Chitinskeletts darstellen oder aber durch ein Gelenk abgegliedert sein. Entweder sind rechter und linker Innenranddorn einander gleich, oder es finden sich die beiden Typen bei demselben Individuum (Fig. 8a und b). Die Beweglichkeit des Innenranddorns verleiht der Extremität je nach seiner augenblicklichen Stellung eine ganz verschiedenartige Physiognomie (Fig. 10b und d).

Auch von Häutung zu Häutung schwankt unter Umständen im Zusammenhang mit der Gestalt des ganzen Endgliedes das Aussehen des Innenranddorns (Fig. 9 und 15). Bei dem in Fig. 9a dargestellten Fuß einer ♀ Larve schien sich eine geringfügige Abweichung von der Norm zu zeigen; der Fuß des erwachsenen Tieres erwies sich jedoch als durchaus normal. Ähnlich liegen die Dinge bei der durch Fig. 15 wiedergegebenen Entwicklung des Fußes eines ♂. Derartige kleinere Schwankungen von einem Entwicklungsstadium zum anderen lassen sich nicht selten feststellen.

Fig. 4 zeigt das Endglied eines Fußes, wie es als typisch von den meisten Autoren abgebildet wird. Im allgemeinen überragt beim ♀ der Innenranddorn das Endglied nicht: Ausnahmen kommen jedoch vor (Fig. 11).

In seltenen Fällen finden sich bei geschlechtsreifen ♀♀ am Außenrande des Endgliedes eines Fußes oder beider Füße einige Haare (Fig. 7); diese treten stets erst nach der letzten Häutung auf, fehlen also noch der ♂ differenzierten Larve. Auch Braun scheint diese Haare beobachtet zu haben: ich schließe dies aus der Darstellung, die er vom Fuße unserer Art in der schematischen Zusammenstellung der fünften Füße aller einheimischen Cyclopiden gibt; am Außenrande in der Nähe der apikalen Borste deutet er zwei Haare an.

Da sich Haare bei ♀ Exemplaren von verschiedenen Fundstellen zeigten, so glaube ich, sie in die normale Variationsbreite einrechnen zu sollen. Diese gelegentlich auftretenden Haare weisen übrigens nach *Cyclops strenuus* hinüber, wo sich solche stets am Außenrande finden.

Der Geschlechtsdimorphismus, wie er sich bei *Cyclops* in der Körperform, in den Antennen, sowie im ersten und zweiten Abdominalsegment ausprägt, ist bekannt. Ein solcher ist aber auch darin zu sehen, daß die Variationsbreite des Innenranddorns bei ♂ und ♀ eine verschiedene ist, und zwar ist sie bei ersteren eine größere als bei letzteren.

Die ♀ zeigen die bisher beschriebenen Formen von Innenranddornen (Fig. 4—11), beim ♂ kommen noch andere Typen hinzu, indem sich der Innenranddorn zuweilen kolbig verdickt (Fig. 13 und 14b). Diese Erscheinung ist entweder bereits bei der ♂ Larve entwickelt, oder aber sie tritt erst im Stadium der Geschlechtsreife hervor. Im letzteren Falle ist der Innenranddorn bei der Larve noch klein und spitzig (Fig. 14a). Die Verdickung des Innenranddornes kann sowohl die eine wie auch beide Körperseiten betreffen.



Das ♂ erreicht also bereits auf dem Stadium der geschlechtlich differenzierten Larve den definitiven Zustand des fünften Fußes; auch beim ♂ trifft dies häufig zu. Einige ♂ Exemplare entwickeln sich aber bei der letzten Häutung in bezug auf den Innenranddorn weiter, indem dieser noch eine gewisse Vergrößerung erfährt. Auch bei den Tieren, die in betreff des fünften Fußes abnorm veranlagt sind, tritt der angeführte Geschlechtsdimorphismus unter Umständen deutlich in die Erscheinung. Bei meinen Versuchen zeigte der Innenranddorn der ♀♀ niemals eine abnorme Ausbildung, während dies bei ♂♂ häufiger der Fall war. Es ist also bei normalen wie bei abnormen ♀♀ die Variationsbreite des Innendorns begrenzter als bei ebensolchen ♂♂ (weiteres hierüber siehe unten).

Hartmann hat Versuche über den Einfluß der Temperatur auf die Gestalt des fünften Fußes bei *Cyclops strenuus* angestellt. Er fand, daß die apikale Borste und die Borste des Basalgliedes bei Tieren, die in der Wärme gehalten wurden, relativ und absolut kürzer ist als bei Individuen, die in der Kälte aufwachsen. Entsprechend erwies sich der Innenranddorn kürzer und plumper. (Hartmann nennt den letzteren übrigens „Außenranddorn“, was wohl als lapsus calami aufzufassen ist.)

Zu den Hartmannschen Ausführungen habe ich verschiedenes zu bemerken. Zunächst halte ich es für einen Fehler, daß Hartmann nicht die gesamte bei seinen verschiedenen Versuchen zutage tretende Variationsbreite des fünften Fußes, sondern nur Mittelwerte angibt. Was die Ursache der von Hartmann beobachteten Variationen betrifft, so liegen nach meinen Untersuchungen bei *Cyclops viridis* die Verhältnisse bedeutend komplizierter, als wie Hartmann es für *strenuus* mitteilt. Denn auch bei Vollgeschwistern von *viridis*, die unter den gleichen Bedingungen aufwachsen, traten regellos Tiere mit längeren und kürzeren Anhängen des fünften Fußes auf.

Übrigens auch in anderer als nur in der von Hartmann angeführten Richtung zeigt sich bei *strenuus* eine individuelle Variation des Innenranddorns; auch das ganze Endglied ist nach den Hartmannschen Zeichnungen starken individuellen Schwankungen unterworfen. Den offenbar komplizierten inneren und äußeren Faktoren, welche die individuelle und intraindividuelle Variation des Endgliedes und seiner Anhänge bei *viridis* bewirken, konnte ich nicht auf die Spur kommen; daher drängte sich mir der Gedanke auf, daß auch bei *strenuus* verwickeltere Ursachen, als nur die Temperatur, für die verschiedenartige Länge der Borsten und des Innenranddorns verantwortlich sind.

Es sei noch einiger Erscheinungen gedacht, die eine größere Variabilität des fünften Füßchenpaares vortäuschen können, als sie in Wirklichkeit vorliegt. Die Beweglichkeit des Endgliedes, der Borsten und die zuweilen vorhandene des Innenranddorns verleiht bei oberflächlicher Betrachtung den Extremitäten unter Umständen ein verschiedenartiges Aussehen. Bei fixierten Tieren kommen Verkrümmungen und Schrumpfungen durch die Behandlung mit Reagentien hinzu. Extremitäten, wie die letztgenannten, sowie diejenigen, bei welchen die Borsten halb abgebrochen oder offensichtlich mechanisch durch irgendwelche äußere Eingriffe entfernt waren, wurden grundsätzlich von der Untersuchung ausgeschlossen.

#### IV. Beschreibung der Mißbildungen.

Die drei Abnormitäten, von denen meine Untersuchung ihren Ausgang nahm, sind in den Fig. 24—26 wiedergegeben. Die erste (8A ♂, Fig. 24) stellt sich als ausgesprochene Minusvariation dar; das Endglied des rechten fünften Fußes ist stark verkümmert, die apikale Borste wird durch ein kleines Häkchen repräsentiert, vom Innenranddorn fehlt jede Spur. Die Mißbildung wurde zuerst bei der ♂ differenzierten Larve festgestellt; sie veränderte sich durch die letzte Häutung nicht. Zwei ähnliche, aber nicht die gleichen Verbildungen traten bei den folgenden Generationen in verschiedenen Zweigen auf (Fig. 38 und 39).

Die zweite Abnormität (8B ♂, Fig. 25) ist eine Plus-Variation. Der linke fünfte Fuß trägt am Außenrande des Endgliedes eine überzählige Borste. Dieselbe ist nicht so lang wie die apikale Borste, wohl aber etwas dicker als diese. Sie erscheint am Ende auf ihrer Dorsalseite mit Zähnen besetzt und nimmt ihren Ursprung von einem kleinen Sockel, welcher auf einer Ausbuchtung des Außenrandes ruht. In diesem Falle wurde eine Fiederung der apikalen Borste nicht bemerkt. Die Abnormität zeigte sich in gleicher Ausbildung bei der ♂ Larve wie beim geschlechtsreifen Individuum. Der rechte fünfte Fuß dieses Tieres ist völlig normal. Ähnliche überzählige Borsten traten zuweilen auch in den späteren Generationen auf. (Genaueres weiter unten.)

Die dritte Abnormität (8C ♂, Fig. 26) betrifft die Borte des Basalgliedes links der geschlechtlich differenzierten Larve. Diese Borste weist nur  $\frac{1}{3}$  der normalen Länge auf; sie verjüngt sich nicht distalwärts, sondern endigt stumpf. Dieses Ende ist mit zwei feinen Börstchen besetzt, von denen das eine den Verlauf der großen Borste bei-

behält, während das andere fast einen rechten Winkel mit ihr bildet. Die so beschaffene Borste des Basalgliedes bemerkte ich bei der ♂ differenzierten Larve; sie fiel einige Tage nach der Isolierung des Individuums ab, und wurde bei der letzten Häutung nicht regeneriert. In der folgenden Generation, aber nicht unter den Nachkommen von 8C ♂, trat nur noch ein Individuum auf (8L4 ♂), bei dem die Borste des Basalgliedes, und zwar des rechten, verbildet war (Fig. 40).

Die überzählige Borste zeigt, wie manche abnormen Bildungen (z. B. Hyperdaktylie der Säugetiere und Vögel) eine sehr große individuelle Variabilität. Zuweilen ist bei einzelnen Individuen auch eine intra-individuelle Variation festzustellen. Es gibt Fälle, in denen die Borste  $\frac{2}{3}$  der Länge der apikalen Borste erreicht, und andere, wo sie selbst fehlt und nur der Außenrand des Endgliedes eine Ausbuchtung aufweist (Fig. 28—30). Zwischen diesen beiden Extremen finden sich alle Übergänge. Die überzählige Borste erscheint entweder am rechten oder am linken fünften Fuß; rechts und links gleichzeitig fand ich sie nie.

Die Borste tritt in zwei Haupttypen auf. Der erste Typ ist eine schlanke, bewegliche, zuweilen gefiederte Borste. So beschaffen, kann sie  $\frac{2}{3}$  der Länge der Apikalborste erreichen, sie kann aber auch bis zu einem kurzen Stift reduziert sein (Fig. 36). Der zweite Typus läßt sich als mehr breites schwertförmiges, an einer oder beiden Seiten mit Zähnen besetztes Gebilde charakterisieren (Fig. 27).

Die Fig. 28 und 30 stellen zwei linke Füße dar, bei denen keine überzählige Borste, sondern nur eine Erhebung des Außenrandes vorliegt. Ein solches Verhalten fand sich in den zwei abgebildeten Fällen. Ein weiteres Vorkommnis schließt sich an, bei dem die Ausbuchtung mit einigen Haaren besetzt ist (Fig. 29).

Eine extreme Ausbildung der schlanken Borste zeigt Fig. 32a. Ob apikale und überzählige Borste in diesem Falle gefiedert sind oder nicht, kann ich nachträglich am Kanadabalsampräparat nicht mehr entscheiden. Eine derartige lange, bewegliche Borste fand sich in zwei Fällen. Nicht ganz so lang ist die überzählige Borste an dem in Fig. 31 wiedergegebenen fünften Fuß; hier ist sie deutlich gefiedert. (Auf die doppelte Ausbildung der apikalen Borste in diesem Präparat komme ich später zurück.) Bei einem anderen Exemplar ist die überzählige Borste ebenso lang. Die Reduktion der Borste zu einem kleinen Stift zeigt Fig. 36. Ein solcher fand sich bei zwei Individuen.

Den Übergang zwischen der schlanken und der schwertförmigen Borste bildet das in der ersten Generation auftretende Stück: 8B ♂



(Fig. 25). Die Borste ist verhältnismäßig lang, etwas dicker als die apikale Borste und an der Spitze einseitig gezähnt. Hier reiht sich ein anderer Fall (8J4 ♂) an: Eine ganz kurzes, breites, auf der Außenseite mit zwei Zähnen besetztes Gebilde (Fig. 35).

Bei der schwertförmigen, beiderseitig gezähnten Borste sind Größenunterschiede weniger zu konstatieren. Die Zahl der Zähnen variiert zwischen 4 und 13 auf jeder Seite. Diese Art überzähliger Borste ist dicker oder eben so dick wie die apikale Borste. Ich fand sie bei sechs geschlechtlich differenzierten Larven aus der Nachkommenschaft des ♀ *viridis* 8.

Auch jene *viridis*-Larve, für die in der Einleitung eine Abnormität des einen fünften Fußes angegeben wurde, zeigt eine solche schwertförmige Borste. Diese Larve (in meinen Aufzeichnungen Larve 21 genannt) ist ♂ Geschlechts; sie wurde am 7. April 1919 auf den Passendorfer Wiesen gefangen, also am selben Ort wie *viridis* 8 ♀. Es ist demnach nicht ausgeschlossen, daß zwischen beiden Tieren eine verwandtschaftliche Beziehung besteht. Spätere Versuche, an gleicher Stelle noch weitere abnorme Tiere zu fangen, blieben erfolglos. Larve 21 wurde am 8. April aus dem am vorhergehenden Tage eingetragenen *Cyclops*-Material isoliert. Sie war auf dem Stadium der ♂ differenzierten Larve. Ihr linker sechster Fuß war typisch ausgebildet, der rechte zeigte eine Abweichung von der Norm, von der noch die Rede sein soll. Ich hoffte, die Larve bis zur Geschlechtsreife zu bringen, dies gelang nicht; das Tier, welches äußerlich gedieh und auch noch wuchs, so daß es die Größe eines ♀ erreichte, starb am 24. Juni, ohne sich gehäutet zu haben. Ich schiebe das Ausbleiben der letzten Häutung auf den plötzlichen Wechsel der Lebensbedingungen, wie er beim Übertritt in die Gefangenschaft erfolgte.

Von 12 anderen, gleichzeitig mit Larve 21 gefangenen und isolierten Larven, die teils ♂, teils ♀ Geschlechtes waren, blieb bei neun Individuen ebenfalls zunächst die Häutung aus. Nur drei entwickelten sich in den dem Fange folgenden Tagen zu geschlechtsreifen ♀♀. Ich paarte dieselben mit 8A ♂ resp. 8B ♂. Nachkommenschaft erzielte ich jedoch keine. Trotzdem bei allen drei ♀♀ das Receptaculum seminis wohlgefüllt war, entwickelten sich die austretenden Eier nicht. (Hierüber näheres unten.) Von den neun übrigen Tieren, entwickelten sich drei am 8. und 9. Oktober zu geschlechtsreifen ♂♂ und zwei am 2. Dezember zu geschlechtsreifen ♀♀.

Im allgemeinen sind die beiden Arten überzähliger Borsten auf dem Stadium der geschlechtlich differenzierten Larve in gleicher Weise ausgebildet wie beim geschlechtsreifen Tier; Ausnahmen kommen jedoch vor. Offenbar können — leichter als bei normalen Körperteilen — irgendwelche äußeren oder inneren Einflüsse sich bei diesen sehr variablen Gebilden Geltung verschaffen. In dieser Weise ist die hammerförmige Ausbildung der in Fig. 32 b wiedergegebenen Borste einer ♂ Larve aufzufassen (8M4C). Ähnliche Verbildungen traf ich bei anderen Tieren gelegentlich an der dorsalen Borste des sechsten Fußes (Fig. 45). Abgesehen von knotigen Verdickungen in der Mitte oder am Ende dieser Borsten, die später ihre Besprechung erfahren sollen (Fig. 49 und 50), fand ich in einem Falle eine vollkommene Umbiegung (Fig. 46), in einem anderen ebenfalls eine hammerartige Bildung an der Borste des sechsten Fußes (Fig. 45). In allen diesen Fällen handelt es sich um vorübergehende Verbildungen, die ich bei der geschlechtlich differenzierten Larve feststellte und die nach der folgenden Häutung wieder verschwunden waren.

8M4C ♂ zeigt also, wie bereits angeführt, als Larve eine Mißbildung der Borste; beim erwachsenen Tier ist letztere wohlentwickelt. Auch das Umgekehrte kann sich ereignen, daß nämlich die überzählige Borste im letzten Larvenstadium regelmäßig gebaut ist und dann aus der letzten Häutung verkrüppelt hervorgeht. Dies geschah zweimal, nämlich bei den beiden Schwestern 8D3 und 8D6; bei den geschlechtsreifen Tieren erschienen dieselben verunstaltet (Fig. 33 b und 34).

Wie bei 8E2 ♂ die apikale Borste eine Verdoppelung zeigt, so ist bei 8N6 ♂ die überzählige Borste verdoppelt (Fig. 37). ♂ Larve und ♂ unterscheiden sich in diesem Punkte nicht.

Leider habe ich alle überzähligen Borsten nur in den beiden letzten Stadien der Entwicklung: also bei der geschlechtlich differenzierten Larve und beim geschlechtsreifen Individuum, aber nicht bei jüngeren Tieren untersucht. Dies hängt damit zusammen, daß die Zahl der zu beobachtenden Tiere sehr groß, der Prozentsatz der Individuen mit überzähliger Borste verhältnismäßig klein war. Auf dem vorletzten Larvenstadium, in welchem das Abdomen aus drei Segmenten besteht, ist der fünfte Fuß dem des Geschlechtstieres ähnlich, nur ist seine Form etwas plumper. In dem Stadium, in welchem das Abdomen nur zwei Segmente aufweist, ist der fünfte Fuß dagegen eingliedrig und trägt als Anhänge einen inneren Stift und eine äußere Borste, sieht also dem sechsten Fuß des folgenden Larvenstadiums gleich. Es wäre interessant gewesen,

zu konstatieren, wie sich die überzählige Borste in früheren Larvenstadien verhält. Aus den angegebenen Gründen ist dies aber nicht geschehen.

Von den 20 Fällen einer gut entwickelten oder rudimentären überzähligen Borste, die bei der Nachkommenschaft von ♀ *viridis* 8 und bei Larve 21\* auftraten, gehören 10 der linken und 10 der rechten Körperseite an. Die von der Abnormität nicht betroffene Seite zeigt in allen Fällen einen vollkommen normalen fünften Fuß. Die drei rudimentären Bildungen (Fig. 28—30), bei denen nur eine Erhebung des Außenrandes vorliegt, sind rechts zu finden; die schlanke Borste sitzt bei drei Individuen rechts, bei ebensovielen links; auf der linken Seite befindet sich ebenfalls die Borste von 8B ♂ und die kurze mit zwei äußeren Zähnen von 8J4 ♂. Die schwertförmigen Borsten verteilen sich auf die rechte und linke Körperseite im Verhältnis 6 : 1. Rechts findet sich auch die Verdoppelung der überzähligen Borste bei 8N6 ♂. Eine Bevorzugung der einen oder anderen Körperseite liegt nach dem Dargelegten nicht vor.

Über die Verteilung der Borsten auf die beiden Geschlechter ist folgendes festzustellen: dieselbe tritt bei 16 ♂♂ und nur bei 4 ♀♀ auf. Von diesen ♀♀ sind drei Individuen Vollschestern. ♀♀ mit überzähligen Borsten liegen also nur aus zwei Geschwisterschaften vor. ♂♂ mit überzähligen Borsten sind dagegen in fast allen Zweigen der von mir gezüchteten Familie vertreten. Danach scheint beim ♀ irgendwelche Hemmung vorhanden zu sein, die die überzählige Borste weniger oft in die Erscheinung treten läßt als beim ♂. Auf derartige Hemmungen wird bei Besprechung der abnormen Ausbildung des Innenranddorns zurückzukommen sein. Beim ♀ gelangte nämlich kein Fall eines abnormen Innenranddorns zur Beobachtung, während ein solcher bei den ♂ Nachkommen von *viridis* 8 nicht selten ist. Hierdurch wird die Anwesenheit eines im ♀ wirksamen Hemmungsfaktors eklatant.

Eine scharfe Grenze zwischen dem „Normalen“ und dem „Abnormen“ ist nicht immer zu ziehen, darüber sind sich alle neueren Autoren einig (siehe Goebel). In bezug auf die überzählige Borste fiel die Scheidung verhältnismäßig leicht: eine überzählige Borste ist, auch wenn sie nur angedeutet erscheint, unter allen Umständen als Abnormität anzusprechen. In bezug auf den Innenranddorn machte ich mir zum Grundsatz, diejenigen Vorkommnisse, die sich wenigstens an einigen Exemplaren in der freien Natur und aus den Kontrollzuchten wiederfanden, als normal, diejenigen, die sich nur bei den Nachkommen von



*viridis* 8 einstellten, als abnorm zu bezeichnen. So gelangte ich dazu, die bereits oben beschriebene kolbige Verdickung des Innenranddorns der normalen Variationsbreite des ♂ einzuordnen (Fig. 13, 14, 16 a). Alle noch weiter gehenden Abänderungen wurden dagegen als abnorm aufgefaßt.

Wie die Abnormitäten des ganzen fünften Fußes, so kann man auch die des Innenranddorns gliedern in Plus- und Minus-Variationen. Eine Plus-Variante liegt vor, wenn der Dorn in exzessiver Weise ausgebildet ist. So fasse ich den rechten Fuß der Fig. 16 als „noch normal“ auf, den linken dagegen als „schon abnorm“. Dieses Beispiel erläutert am besten, wie verschwimmend die Grenzen sein können. Ebenso ist nach meiner Auffassung der linke Innenranddorn der ♂ Larve 8F5 (Fig. 23) abnorm. Leider starb das Tier vor der letzten Häutung. Es wäre interessant gewesen, festzustellen, ob dieser Innenranddorn im Stadium der Geschlechtsreife noch eine Weiterentwicklung erfahren hätte, wie dies beim ♂ zuweilen sich ereignet (siehe oben, Fig. 14). Der rechte Innenranddorn von 8G3 ♂ zeigt eine merkwürdige Zerklüftung seiner Spitze (Fig. 22).

Bei einer Anzahl von Exemplaren ist der Innenranddorn mit feinen Härchen besetzt, eine Erscheinung, die mit einer starken Verlängerung desselben verbunden sein kann (Fig. 17—19). Diese Behaarung findet sich bei neun Exemplaren am rechten, bei drei am linken und bei zwei am rechten und linken Innenranddorn. Auf eine besondere Bevorzugung der einen Körperseite darf man meines Erachtens nicht schließen, obwohl die Zahl der rechtsseitigen Abnormitäten überwiegt.

Im Gegensatz zu dem Verhalten der überzähligen Borste, welche nur rechts oder links auftritt, finden wir beim Innenranddorn zwei Fälle, in dem er rechts und links sich zeigt. Das gleiche gilt für einige noch zu beschreibende Minus-Varianten des fünften Fußes. Eine solche weist das ♂ 8M10 auf, das in seinem übrigen Körperbau völlig normal erscheint, bei dem aber das Endglied der beiden fünften Füße extrem schmal, nämlich nicht viel dicker als die Apikalborste ist. Der Innenranddorn zeichnet sich durch entsprechende Schlankheit aus (Fig. 20).

Ebenfalls als Minusvariation deute ich 8J6 ♂ (Fig. 21), dessen Innenranddorn beiderseits stark gekrümmt ist und daher dem Endgliede des Fußes eng anliegt. Vielleicht ist eine besondere Schwäche der beiden Dorne vorhanden, so daß sie gegen mechanische Einwirkungen

von außen wenig widerstandsfähig waren, vielleicht gründet sich aber ihre Verbildung auf innere, das Wachstum regulierende Kräfte. Die beiden Variationen waren bei der Larve ganz ähnlich ausgebildet wie beim geschlechtsreifen Tier.

Als Minus-Varianten sind noch drei Fälle zu erwähnen, bei denen der Defekt den ganzen fünften Fuß betrifft. Auf 8A ♂ (Fig. 24) wurde bereits eingegangen, hier ist das Endglied des rechten Fußes einer starken Reduktion anheimgefallen. Noch weiter geht diese Reduzierung bei 8E14 ♂ (Fig. 38), wo der rechte Fuß bis auf einen geringen Rest: eine kleine Platte mit daranhängenden Häkchen, verschwunden ist. Man kann im Zweifel sein, ob dieses Häkchen ein Rudiment der Borste des Basalgliedes oder ein solches des Endgliedes mit seinen Anhängen ist. Ich vermute das letztere. Am weitesten geht die Rudimentation des fünften Fußes bei 8M3A ♂. Im Gegensatz zu den beiden vorhergehenden Fällen, wo die Rückbildung nur die eine Extremität betraf, hat sie hier beide Extremitäten ergriffen. Vom linken Fuß ist keine Spur mehr vorhanden, vom rechten nur ein kleines Stifftchen (wohl der Rest des Endgliedes) und die Borste des Basalgliedes übrig geblieben (Fig. 39). Das Basalglied selbst ist offenbar in das Thoraxsegment einbezogen. Auf diese Weise entspringen Endgliedrudiment und Borste des Basalgliedes getrennt voneinander am Körper (letztere übrigens auf einem kleinen Sockel). Dieser Befund ist — wie auch die überzählige Borste — für unsere späteren Betrachtungen über die Stammesgeschichte der Cyclopiden von Bedeutung.

Außer dem fünften Fuße zog ich den sechsten Fuß der Versuchstiere in den Kreis der Betrachtung. Auf dessen normalen Bau bei ♂ und ♀ wurde bereits weiter oben eingegangen. Es gelang mir, auch hier einige Unregelmäßigkeiten aufzufinden. Wiederum sind Plus- und Minus-Variationen zu unterscheiden. Zu den ersteren zählen zunächst drei Vorkommnisse bei ♂♂, wo der ventral gelegene Dorn verdoppelt ist. Diese Verdoppelung befindet sich bei zwei Tieren auf der rechten, bei einem auf der linken Körperseite. Die Mißbildung war im letzten Larvenstadium in gleicher Weise entwickelt wie beim erwachsenen Tier.

Interessant ist das Verhalten des linken sechsten Füßchens von 8E2 ♂ (Fig. 31), an dessen linkem fünften Füßchen bereits eine überzählige Borste und eine Verdoppelung der Apikalborste festgestellt wurde. Dieses Exemplar weist am genannten sechsten Fuß statt der einen Mittelborste deren acht auf. Ich lege diese Erscheinung nicht als Zurückgreifen auf ein phylogenetisch früheres Stadium aus, sondern als

eine Vielfachbildung, denn die in Rede stehenden acht Borsten sehen einander ungemein ähnlich, wie auch die beiden Apikalborsten des linken fünften Fußes sich völlig gleichen. Weiter unten wird über den Unterschied zwischen Plus-Variationen, die als Atavismen aufzufassen sind, und Doppel- resp. Mehrfachbildungen noch einiges zu sagen sein.

Hierher gehört jenes in der Einleitung erwähnte albidus-♂. Dasselbe weist am linken sechsten Fuß eine doppelte Mittelborste auf. Auch bei zwei ♀ Larven (8M3 und 8D8) wurden Unregelmäßigkeiten des sechsten Fußes bemerkt. Bei 8M3 ♀ war im letzten Larvenstadium beiderseits der ventrale Dorn etwa doppelt so lang als gewöhnlich (Fig. 48). Da aber nach der letzten Häutung die beiden Dornen völlig normale Länge aufwiesen, so bin ich der Meinung, daß dieses Vorkommnis ein mehr „zufälliges“ ist, d. h. daß es mit den Abnormitäten des fünften und sechsten Fußes bei den übrigen Tieren nicht in einem direkten genotypischen Zusammenhang steht. Die dorsale Borste des rechten Fußes von 8D8 ♀, welche in ihrem distalen Teil eine Verdoppelung zeigt, soll weiter unten besprochen werden (Fig. 51).

Bei einigen Exemplaren stellt sich einer der beiden sechsten Füße als eine Minus-Variation dar. So gleicht beim geschlechtsreifen ♂ 8E4 der rechte sechste Fuß ganz demjenigen einer Larve im vorletzten Stadium, besteht also nur aus kräftigem Dorn und aus Fieberborste. Offenbar ist dieser Fuß infolge einer Entwicklungshemmung auf einem ontogenetisch frühen Stadium stehen geblieben, während sich der linke Fuß normal weiter entwickelte. Bei dem ♂ 8D1, bei dem der linke fünfte Fuß eine rudimentäre überzählige Borste aufweist (Fig. 28), findet sich am sechsten Fuß der gleichen Seite insofern eine Unregelmäßigkeit, als die Mittelborste sehr stark verkümmert ist, so daß sie nur ein kurzes, strichförmiges Gebilde darstellt. Auch bei der Larve 21 ist die Abnormität des rechten fünften Fußes mit einer solchen des sechsten verknüpft, indem der ventrale Dorn kürzer ist als gewöhnlich und der mittlere Anhang nicht eine Fiederborste, sondern einen kurzen Dorn bildet (Fig. 44). Dieser sechste Fuß einer ♂ Larve weist also starke Anklänge an die Verhältnisse beim ♀ auf. Die Lage des Fußes am ersten Abdominalsegment ist jedoch durchaus die für ein ♂ charakteristische.

Hin und wieder gelangten noch einige zweifelhafte Fälle zur Beobachtung, bei denen eine Borste des einen sechsten Fußes fehlte. Da aber die Ansatzstelle der betreffenden Borste immer durchaus normal gestaltet war und nur diese letztere selbst fehlte, so wurde ich in allen diesen Fällen zu der Annahme geführt, daß nicht etwa auf Grund



innerer Ursachen die Ausbildung der Borste unterdrückt wurde, sondern daß dieselbe durch unbekannte äußere Eingriffe mechanisch entfernt war.

Erwähnt seien noch die knotigen Verdickungen in der Mitte oder am Ende der dorsalen Borste des sechsten Fußes, welche vereinzelte ♂ und ♀ Larven zeigten (Fig. 49 und 50). Da dieselben nach der letzten Häutung stets wieder verschwunden waren, so glaube ich, daß sie außer Zusammenhang mit den übrigen Abnormitäten auftraten.

Es lag nahe zu untersuchen, ob vielleicht mit den Anomalien des fünften und sechsten Fußes wenigstens bei einigen Exemplaren Abnormitäten anderer Organe verbunden seien, nachdem sich bei drei Tieren eine Korrelation zwischen dem fünften und sechsten Fuße der einen Körperseite durch gleichzeitiges Vorhandensein einer Abnormität an denselben ergeben hatte.

Bei 8D1 ♂ sahen wir, daß links am fünften Fuß eine rudimentäre überzählige Borste in Form einer Ausbuchtung des Endgliedes und am sechsten Fuß eine Reduzierung der Mittelborste vorhanden ist. Die Larve 21 weist rechts eine überzählige Borste des fünften Fußes (Fig. 27) und eine Abnormität des sechsten Fußes auf (Fig. 44), die dieser Extremität eine Mittelstellung zwischen der für ♂ und ♀ charakteristischen Ausbildung verleiht. Bei 8E2 ♂ (Fig. 31) findet sich links am fünften Fuße eine überzählige Borste und eine Verdoppelung der Apikalborste, am sechsten Fuße ist die Mittelborste durch acht Borsten vertreten. Irgendwelche feste Korrelationen lassen sich aus diesen Befunden keineswegs ableiten, bei 8E2 ♂ treten zwei Plus-Variationen, bei 8D1 ♂ eine Plus- und eine Minus-Variation miteinander auf, während bei Larve 21 eine Plus-Variation mit einer sonstigen Aberration verbunden ist.

An Totalpräparaten untersuchte ich Furka, Antennen und viertes Schwimmfußpaar der abnormen Individuen. Bei keinem Exemplar fand ich an den genannten Körperteilen eine Abweichung von der Norm, selbst nicht bei 8E2 ♂, bei dem ich eine solche noch am ehesten erwartet hatte. Bei den abnormen Tieren mußte ich davon absehen, auch die drei vorderen Schwimmfußpaare einer genauen Betrachtung zu unterwerfen, da dies nur möglich ist, wenn man das Tier so zerlegt, daß jedes Fußpaar isoliert liegt. Da ich meine Belegexemplare in toto erhalten wollte, so nahm ich eine derartige Zerlegung nur an phänotypisch normalen Brüdern und Schwestern der abnormen Tiere, insgesamt an 17 ♂♂ und 14 ♀♀ vor. Diese Untersuchung förderte nur normale Schwimmfüße zutage. Es fragt sich, ob man aus diesem Ergebnis

schließen darf, daß die Nachkommen des ♀ *viridis* 8 sämtlich mit normalen Schwimmpfüßen ausgestattet sind oder ob vielleicht nur zufällig alle untersuchten Individuen normal waren.

Es schien wünschenswert festzustellen, ob mit den Unregelmäßigkeiten in der Form der fünften und sechsten Füße solche in Zahl und Ausbildung der Chromosomen einhergehen. Braun beobachtete, daß — phylogenetisch gesprochen — innerhalb der Gattung *Cyclops* parallel mit der Reduktion des fünften Fußes ein Rückgang in der Chromosomenzahl erfolgte. Nun wäre es denkbar gewesen, daß in der von mir untersuchten abnormen *viridis*-Familie Anomalien der rudimentären Fußpaare und der Chromosomen aufträten. Die Chromosomenverhältnisse studierte ich nach dem Vorgehen Haeckers und seiner Schüler an den Eiern während der Diakinese (einem Stadium in den Prophasen der ersten Reifungsteilung). Dies gelingt am besten bei den Ovidukteiern kurz vor der Ablage.

Das mit einer überzähligen Borste versehene ♀ 8M2 und außerdem neun äußerlich normale Töchter von 8E ♀ und 8D ♀ wurden untersucht. Unter den Nachkommen der beiden letztgenannten ♀♀ war die größte Zahl der Anomalien aufgetreten. Auch normale Mitglieder der von mir gehaltenen *viridis*-Familie zur Beobachtung heranzuziehen, erschien nicht von vornherein als aussichtslos, da es in meinen Zuchten sich gezeigt hatte, daß gelegentlich von phänotypisch normalen Eltern ein mit einer Abnormität behaftetes Individuum abstammen kann (Näheres siehe unten).

Bei 8M2 ♀ wartete ich die ersten drei Eiablagen ab und fixierte das Tier, als es unmittelbar vor der vierten Eiablage stand,  $\frac{1}{2}$  Stunde mit dem Gemische von Carnoy (absoluter Alkohol + Chloroform + Eisessig = 6 : 3 : 1). Diese Fixierungsflüssigkeit ergibt nach meinen Erfahrungen außerordentlich klare Bilder; trotz des absoluten Alkohols schrumpft das Objekt nicht. Außerdem ist die Weiterbehandlung eine sehr einfache, da sich das Objekt bereits in einem Gemisch von absolutem Alkohol und Chloroform befindet; der Eisessig wird durch Spülen mit absolutem Alkohol + Chloroform (2 : 1) entfernt. Innerhalb zwei Stunden nach der Fixierung kann der fertige Paraffinblock vorliegen. Bei 8M2 ♀ trennte ich das Abdomen vom übrigen Körper ab, um dasselbe als Totalpräparat einzulegen. Der Körper selbst wurde in üblicher Weise geschnitten und mit Hämatoxylin nach Ehrlich und Eosin gefärbt. Die übrigen 9 ♀♀ fixierte ich kurz vor der ersten Eiablage.

Im übrigen war die Behandlung durchaus die gleiche, nur daß die Abtrennung des Abdomens überflüssig war und deshalb unterblieb.

Die mikroskopische Untersuchung der Schnittpräparate führte zu dem Ergebnis, daß bei allen 10 Individuen die Zahl und Ausbildung der Chromosomen in den Eiern eine normale ist. In sämtlichen Fällen finden sich die für *viridis* charakteristischen sechs Ditetraden ohne irgendwelche Abweichung entwickelt. Auch die von Haecker (1902) beschriebenen Doppelpünktchen, die bei einigen Freiburger Exemplaren neben den Ditetraden auftraten und die seitdem sich nicht wieder zeigten, fehlten bei den von mir untersuchten Tieren.

Auf die große individuelle Variation der Abnormitäten des fünften und sechsten Fußes wurde bereits weiter oben eingegangen. Ferner wies ich darauf hin, daß diese Variabilität in vollem Einklange mit den Vorkommnissen bei anderen Tiergruppen steht. Selbstverständlich kann man nicht ohne weiteres die Extremitäten der Arthropoden und Wirbeltiere miteinander vergleichen, es scheint mir aber bemerkenswert, daß einerseits bei *Cyclops* Plus- und Minus-Variationen des fünften Fußes scheinbar regellos unter Geschwistern vorkommen und daß andererseits beim Menschen und bei Haussäugetieren Poly- und Syndaktylie vererbungsgeschichtlich miteinander verbunden sein kann (Cramer).

Bonnevie unterscheidet zwei Gruppen von Polydaktylie: in der ersten Gruppe ist die Fingeranomalie als primär und als Ausdruck eines streng lokalisiert wirkenden erblichen Faktors aufzufassen. In der zweiten Gruppe ist die Fingeranomalie nur ein Glied in der Reihe zahlreicher Anomalien sowohl der Hand wie anderer Organe (Hasenscharte, psychische Defekte usw.). In der ersten Gruppe vererbt sich die Abnormität streng nach den Mendelschen Regeln, in der zweiten Gruppe dagegen nicht. (Nach meiner Ansicht hat man daher die ersteren als einfach-, die letzteren als komplex-verursachte Merkmale nach der Haeckerschen Definition aufzufassen.)

Aber selbst bei der streng vererbten Abnormität herrscht eine große individuelle Variabilität. Bonnevie beschreibt eine weitverbreitete Bauernfamilie, die in allen ihren Zweigen den gleichen Typ einer Polydaktylie aufweist. Bald stellt sich diese als wohlentwickelter Finger oder wohlentwickelte Zehe, bald als unscheinbarer Knopf dar, dessen wahre Natur selbst von seinem Träger nicht erkannt wird. Dieser Befund steht in vollem Einklange mit den Beobachtungen von Barfurth an hyperdaktylen Hühnern. Hier wird die Mißbildung im allgemeinen,



hat die besondere Variante derselben, von der Mutter auf die Nachkommen übertragen.

Bei der Deutung meiner an *Cyclops* gewonnenen Ergebnisse war zunächst zu überlegen, ob die beobachteten Abnormitäten vielleicht im Zusammenhange mit irgendwelchen regenerativen Prozessen ständen. Bekannt sind die Versuche von Tornier, der beim Frosch durch äußere Eingriffe infolge Spaltung der Beinanlage völlig regellos Doppel- und Mehrfachbildungen erzielte. Ferner ist die Tatsache bekannt, daß bei Regeneration nicht selten Atavismen herauspringen („atavistische Regeneration“ von Roux). Da ich einen Teil der Abnormitäten in der von mir gezogenen *viridis*-Familie als Atavismen deute (wie weiter unten ausgeführt werden soll), so könnte man vielleicht vermuten, daß die ganzen Mißbildungen durch äußere Eingriffe und darauf folgende Regeneration hervorgerufen seien. Doch stehen dem zwei Gründe entgegen. Die Abnormitäten traten bei den Nachkommen von *viridis* 8 ♀ in drei Generationen auf, aber niemals bei einem der 1379 aus den Kolonien gezüchteten stammenden Individuen und nur einmal bei einem Tier aus der freien Natur (Larve 21). Dies wäre unerklärlich, wollte man mechanische Eingriffe für die Mißbildungen verantwortlich machen. Weiter ist bemerkenswert, daß (abgesehen von einigen Doppel- und Mehrfachbildungen) trotz aller Verschiedenheiten unter den Plusvariationen meist bestimmte Typen: überzählige Borsten oder behaarte Innenranddorne auftreten. Das Charakteristische für Bildungen, die durch Regeneration entstanden sind, ist aber gerade ihre Regellosigkeit.

In der menschlichen Teratologie ist man fast allgemein davon zurückgekommen, die Polydaktylie als durch Amnionfäden verursacht anzusehen. Für ebenso verfehlt würde ich es halten, wollte man als Erklärung für die in drei Generationen auftretenden Abnormitäten zufällige äußere Insulte annehmen. Auch Kuttner sieht als Ursache für die Mißbildungen an den Antennen von *Daphnia* nicht Regeneration, sondern eine erbliche, labilere Reaktionsweise des Soma auf die vorhandenen Einflüsse an. Ebenso lehnen die Botaniker grob mechanische Eingriffe als Ursache für erbliche Abnormitäten ab. Für einen einzigen Fall muß ich die Möglichkeit einer mechanischen Ursache offen lassen, das ist die dorsale Borste des sechsten Fußes des ♀ 8D8; diese Borste zeigt in ihrem distalen Teil eine Verdoppelung (Fig. 51),

Trotz meiner ablehnenden Haltung gegenüber einer Erklärung der Mißbildungen durch Regeneration führte ich einige Regenerationsversuche

aus, die allerdings sämtlich, wie ich vorwegnehmen will, zu einem negativen Resultate führten.

Bei 12 ♂ und 12 ♀ differenzierten Larven, teils der Nachkommenschaft von 8J ♀, teils derjenigen von 8M ♀ angehörig, entfernte ich mit der Pinzette die Apikalborste und die Borste des Basalgliedes je eines fünften Fußes vollständig. 7 ♂♂ und 5 ♀♀ erreichten die Geschlechtsreife. Bei keinem Exemplar wurden die Borsten regeneriert. Im übrigen blieb jedoch die Gestalt des Fußes nach der Häutung die typische. Dasselbe Ergebnis stellte sich ein, als der Versuch an 12 Larven von gleicher Herkunft wie die eben genannten, welche auf dem vorhergehenden Entwicklungsstadium standen, also ein erst dreigliedriges Abdomen besaßen, wiederholt wurde. Die 4 ♂♂ und das 1 ♀, welche Geschlechtsreife erlangten, blieben ihr Lebelang ohne diese Borsten. Es fand also einerseits keine Regeneration der verloren gegangenen Teile statt, andererseits genügte der durch die mechanische Entfernung der beiden Borsten ausgeübte Reiz nicht, den betreffenden Fuß zu einer wie auch immer gearteten Veränderung seiner Gestalt zu veranlassen: weder trat nach der folgenden Häutung eine Plus- noch Minus-Variation noch eine sonstige Abweichung von der Norm auf.

Ich ging dann dazu über, bei einer Anzahl ♂ und ♀ Nachkommen von 8F ♀ auf dem Stadium der geschlechtlich differenzierten Larve Teile des einen fünften Fußes mit geschärften Nadeln abzutrennen. Diese bei der Kleinheit und der Lebhaftigkeit des Objektes an sich schon schwierige Operation führte dadurch zu keinem Resultat, daß keines der Versuchstiere die nächste Häutung erlebte. Bereits verschiedentlich sind Regenerationsversuche an Entomotraken gemacht worden (*Daphnia*, *Cyclops*), doch wählten die Untersucher stets solche Organe aus, welche einer Operation leicht zugänglich sind, nämlich Ruderantennen und Furka. Demgegenüber ist der fünfte Fuß von *Cyclops* für derartige Versuche wegen seiner Kleinheit und seiner Lage am Körper höchst ungeeignet.

Vielleicht ist das Ausbleiben jeglicher Regeneration in meinen Versuchen dadurch zu erklären, daß ich nur die beiden letzten Larvenstadien heranzog. Anfangs plante ich, nicht nur den fast fertig ausgebildeten Fuß, sondern auch dessen Anlage auf frühen Larvenstadien durch äußeren Eingriff zu treffen. Tornier hat einen derartigen Versuch an Froschlärven mit Erfolg ausgeführt; nach Spaltung der Anlagen des Fußes stellten sich Mehrfachbildungen ein. Bei *Cyclops* unter-

blieben diese Versuche wegen der außerordentlichen Kleinheit der frühen Larvenstadien.

Alle Untersucher heben die geringe Fähigkeit von *Cyclops* hervor, verlorengegangene Teile zu regenerieren (Przibram, Klintz). Diese Angaben sehe ich durch meine Befunde bestätigt. Ich nehme an, daß bei meinen Versuchen durch die Entfernung der Borsten mit der Pinzette die Bildungszellen derselben so stark in Mitleidenschaft gezogen werden, daß sie ihre Funktion einstellen.

Ein Wort sei noch über die Arbeit von Klintz gesagt. Derselbe führte Regenerationsversuche an drei Arten aus, deren geschlechtsreife ♀♀ 17gliedrige Antennen besitzen. Er gibt an, den Tieren nach der zweiten Häutung (gemeint ist wohl die zweite Häutung des Cyclopid-Stadiums) von den 17 Antennengliedern die sechs letzten amputiert zu haben. Bei der dritten Häutung seien zwei Glieder regeneriert worden. Entsprechende Abbildungen illustrieren seine Angaben. Nun sind nach Claus die Antennen bei allen Arten auf dem Cyclopid-Stadium nach der zweiten Häutung 6—7gliedrig, und auf dem letzten Larvenstadium (zwischen der fünften und sechsten Häutung) erst 10—11gliedrig. Nur das geschlechtsreife Tier ist mit der vollen Zahl der Antennenglieder, bei den ♀♀ der von Klintz untersuchten Arten mit 17, ausgestattet. Es gibt also keine *Cyclops*-Larve, die 17 Antennenglieder besitzt. Ich halte es für notwendig, auf diesen Punkt aufmerksam zu machen, da die Klintzschen Angaben in die „Experimentalzoologie“ von Przibram Eingang gefunden haben.

Nicht nur für die überzähligen Borsten und die abnormen Innenranddornen, sondern auch für die Doppel- resp. Mehrfachbildungen von 8E2 ♂ (Fig. 31) und 8N6 ♂ (Fig. 37) lehne ich Regeneration als Ursache ab. Ich nehme an, daß alle Abnormitäten, welche sich bei den Nachkommen von *viridis* 8 ♀ einstellen, gemeinsam auf eine besondere genotypische Veranlagung dieser Familie zurückzuführen sind. Es wurde bereits darauf hingewiesen, daß einige der Plus-Variationen als Atavismen zu deuten sind.

Mit Recht warnen eine Anzahl Autoren (Gegenbaur, Goebel, Hilzheimer, Abel u. a.) vor kritikloser Anwendung des Begriffes Atavismus. Gegenbaur lehnt die Ansicht ab, daß Polydaktylie beim Menschen ein Rückschlag auf eine hexa- oder gar heptadaktyle Ahnenform sei. Denn die vergleichende Anatomie gibt nicht den geringsten Anlaß, auf andere als auf pentadaktyle Vorfahren der Wirbeltiere zu schließen. In dem Vorhandensein eines sechsten Fingers oder einer



sechsten Zehe ist lediglich eine Verdoppelung der Anlage eines der normalen fünf Finger oder einer der Zehen zu erblicken. Diese Anlage verdoppelt sich nach Haecker in sehr frühen Embryonalstadien auf Grund eines vegetativen Teilungsvermögens, welches sich bei niederen Tieren und bei Pflanzen ganz allgemein findet und das abnormerweise auch bei höheren Tieren vorhanden sein kann. (Über hierher gehörige andere Fälle siehe Schwalbe.) Da sich Hyperdaktylie vererbt, so muß sich also dieses Teilungsvermögen der Anlage von Finger und Zehe vererben. Daß die Teilung recht häufig an der einen oder anderen Extremität unterbleibt, lehren unter anderen die Untersuchungen von Barfurth an Hühnern, welcher fand, daß unter Umständen nur ein Extremitätenpaar (Flügel oder Beine) oder gar nur eine Extremität von der Hyperdaktylie betroffen ist.

Boas unterscheidet beim Pferd zwei Arten überzähliger Zehen: nämlich Atavismen und Verdoppelungen. Erstere liegen vor, wenn eine der Nebenzehen oder beide wiedererscheinen, wenn also statt der Griffelbeine mehr oder minder vollentwickelte Zehen ausgebildet werden. Bei einer Verdoppelung dagegen hat sich die Anlage der dritten Zehe auf frühem embryonalem Stadium zweigeteilt; an der so entstehenden überzähligen Bildung bleiben die Griffelbeine unbeteiligt. Zu ähnlichen Begriffsscheidungen wird Prentiss durch Untersuchungen an Haussäugetieren geführt. Gegenbaur, der als erster seine Aufmerksamkeit auf den vorliegenden Gegenstand richtete, führte die Namen: paläogenetische und neogenetische Form der Polydaktylie ein und unterschied so Atavismen und Verdoppelungen.

Bekanntlich nimmt man für die Copepoden hypothetische Ahnenformen an, welche eine größere Anzahl von Schwimmfüßen besaßen als die jetzt lebenden Arten. Davon leitet sich auch die Bezeichnung des fünften und sechsten Fußes als rudimentärer Fußpaare ab. Innerhalb der Ordnung der Copepoden ist die Rudimentation des fünften Fußpaares in verschiedenem Maße erfolgt; inwieweit die einzelnen Gruppen unabhängig voneinander in gleicher Richtung fortschritten, soll hier unerörtert bleiben. (Allgemeine Gesichtspunkte über gleichgerichtete stammesgeschichtliche Entwicklung siehe in meinem Aufsätze, 1919.)

Findet sich bei *Cyclopina* noch ein dreigliedriger fünfter Fuß (Fig. 52), so ist derselbe bei *Cyclops* immer nur zwei- oder eingliedrig. Die Eingliedrigkeit erklärt sich bei einigen Arten dadurch, daß das Basalglied mit dem letzten Thoraxsegment verschmolzen ist (*diaphanus*,

*gracilis*, *bicolor*, *varicans*: Fig. 55). Dies geht daraus hervor, daß die Borste des letztgenannten Gliedes am Körper selbständig neben dem Endgliede entspringt. Bei anderen Arten liegt die Entstehung des eingliedrigen fünften Fußes weniger klar (*macrurus*, *serrulatus* u. a.). Das Endglied kann 1—4 Anhänge in Gestalt von Borsten besitzen. Die Arten von *Halicyclops* Norman (*Hemicyclops* Claus): *aequoreus* und *propinquus* weisen vier Borsten am Endgliede auf, das Basalglied ist mit dem Thorax verwachsen (Fig. 54). Da also offenbar End- und Basalglied nicht miteinander verschmolzen sind, so befindet sich in der Borstenzahl vier nicht etwa auch die Borste des Basalgliedes, vielmehr handelt es sich um vier Borsten, welche morphologisch sämtlich dem Endgliede angehören. Mit drei langen Borsten sind die Arten *Cyclops albidus*, *distinctus* und *fuscus* ausgestattet (Fig. 53).

*Cyclops strenuus* und *insignis*, *bicuspidatus* und *languidus*, *vernalis* und *bisetosus*, sowie *capillatus* (G. O. Sars, vergl. Olofsson) besitzen am Endgliede eine lange befiederte Borste und einen mehr oder minder langen behaarten Innenranddorn. Außerdem findet sich bei *strenuus* am Außenrande eine Anzahl Haare, auf die bereits weiter oben hingewiesen wurde. Vergleicht man mit den genannten Arten die Abnormitäten unter den Nachkommen von *viridis* 8 ♀, so ist festzustellen, daß der zuweilen bei *viridis*-♂♂ auftretende behaarte Innenranddorn ein Übergreifen in den Merkmalskomplex verschiedener anderer Arten: eine „Transversion“ im Sinne Haeckers bedeutet.

Innerhalb der Gattung *Cyclops* ist keine Form vorhanden, deren normal gebauter fünfter Fuß mit dem abnormerweise eine überzählige Borste tragenden Fuß von *viridis* näher zu vergleichen wäre. Am ehesten ist dies angängig bei dem Fuß von *fuscus* und seinen Verwandten (Fig. 53). Hier finden sich am Endgliede drei Anhänge: die Außenborste ist gezähnelte wie die überzählige von *viridis*, die Mittelborste stellt sich als die längste dar und weist Befiederung auf, die Innenborste ist ebenfalls gezähnelte, übertrifft aber selbst den längsten abnormen Innenranddorn von *viridis* um ein Vielfaches. Noch mehr Anklänge an den für *viridis* abnormen Typ fand ich bei der Gattung *Limnoithona* wieder, welche den Cyclopiden nicht allzufern steht, und zwar gehört hier das Vorhandensein eines kurzen glatten Innenranddornes, einer befiederten Apikalborste und einer gezähnten Außenborste zum Arterkarakter (Fig. 56). Wie bei *viridis* trägt das Basalglied an der Außenseite eine befiederte Borste. Als Unterschied von *viridis* wäre zu erwähnen, daß Basal- und Endglied bei *Limnoithona* schmaler

sind. Das letztgenannte Glied ist außerdem mit dem Thorax verwachsen (aber nicht verschmolzen).

Wir sehen also, daß das Auftreten der überzähligen Borste ein „Überschlagen“ in den Formentyp einer ganz anderen Gattung bedeutet. Derartige Erscheinungen sind mit Haecker zu erklären auf Grund der „Pluripotenz“. „Darunter ist zu verstehen die in jedem Organismus — nicht bloß in der Art und Rasse, sondern in jedem einzelnen Individuum — vorhandene virtuelle Fähigkeit, unter besonderen, die Lebensfähigkeit nicht berührenden Bedingungen bestimmte, vom Typischen abweichende Entwicklungsrichtungen einzuschlagen, . . .“

Da die Vorfahren von *viridis* am fünften Fuß zweifellos mehr Anhänge trugen als die Vertreter der jetzt lebenden Art, so nehme ich an, daß der behaarte Innenranddorn und die überzählige Borste einen Rückschlag auf diese Ahnen bedeutet. Welcher Typ der überzähligen Borste: die lange schlanke oder die breite gezähnte die früher vorhandene Form genauer wiedergibt, will ich nicht entscheiden. Vielleicht ist weder in der einen noch in der anderen ein vollkommenes Abbild derselben zu erblicken, beide spiegeln möglicherweise nur annähernd den ursprünglicheren Zustand wieder. Über Atavismen bei *Cyclops* habe ich nichts in der Literatur gefunden, für *Diaptomus* beschreibt Schmeil eine atavistische Mißbildung des fünften Fußes eines ♂.

Durch das gelegentliche Auftreten einer abnormen überzähligen Borste am Außenrande des fünften Fußes von *Cyclops viridis* wird die Kluft zwischen den Graeterschen *Cyclops*-Gruppen der *Trifida* und *Bifida* überbrückt. Diese Namen beziehen sich auf die Anzahl der Anhänge am Endgliede des fünften Fußes. Eine Homologisierung der Füße von Tieren mit zwei und mit drei Anhängen am Endgliede läßt sich jetzt bei allen denjenigen Arten durchführen, bei welchen das Basalglied selbständig blieb oder bei denen das Schicksal des letzteren noch erkennbar ist, indem eine isolierte Borste darauf hinweist, daß es mit dem Thorax verschmolz. Unklarheit bleibt jedoch bezüglich derjenigen Arten, deren fünfter Fuß aus einem einzigen Glied mit drei Anhängen besteht. Zweifellos sind die Innenranddorne resp. -borsten aller *Bifida* einander homolog, ebenso die außerdem noch bei jeder Art in der Einzahl vorhandenen, weiter lateral entspringenden befiederten Borsten, die auch als Apikalborsten bezeichnet werden, wenn der dem Innenrande angehörige Anhang nur klein ist. Die abnorme überzählige Borste von *viridis* homologisiere ich mit der Außenborste von *fuscus* und seinen



Verwandten, demnach wäre die Apikalborste von *viridis* der Mittelborste von *fuscus*, der Innenranddorn der Innenborste gleichzusetzen.

8E2 ♂ (Fig. 31) weist, wie oben näher ausgeführt wurde, außer dem Innenranddorn am linken fünften Fuße drei Borsten auf. Der dem Außenrande angehörige Anhang ist eine typische „überzählige Borste“. Im Zweifel könnte man über die Natur der beiden mittelständigen Borsten sein. Da sie aber nicht nur einander gleichen, sondern auch jede von ihnen den typischen Bau einer Apikalborste aufweist, so zögere ich nicht, sie als Doppelbildung aufzufassen, zumal, da am linken sechsten Fuße sich gleichzeitig eine Verachtfachung der Mittelborste eingestellt hat.

8N6 ♂ (Fig. 37) zeigt am rechten fünften Fuße zwei breite gezähnte überzählige Borsten. Es wäre verlockend gewesen, diese Bildung als Zurückgreifen auf ein sehr frühes Stadium der Stammesgeschichte auszulegen, in dem (ähnlich wie bei *Haliencyclops aequoreus*) das Endglied vier Anhänge besaß. Ich nehme jedoch von dieser Deutung Abstand und fasse, da die beiden Borsten sich in hohem Maße ähneln, dieselben als Abkömmlinge der Anlage einer einzigen überzähligen Borste auf, welche sich während der Entwicklung verdoppelte.

Je nachdem sich im Laufe der Stammesgeschichte eine Reduktion oder eine Weiterdifferenzierung eines Organs ergibt, hat man eine Plus- oder Minus-Variation als Atavismus oder als Bildung von prospektiver phylogenetischer Bedeutung auszulegen. Beim Menschen ist 12 die Normalzahl der Rippen; mit Schwalbe hat man das Vorhandensein von 13 Rippen als Atavismus, dasjenige von 11 als fortschrittlichen Zustand zu deuten. Denn der Verlauf der Stammesgeschichte der Wirbeltiere ist auf eine immer weitergehende Unterdrückung der metameren Gliederung gerichtet. Bei denjenigen Vögeln, welche mit gutem Flugvermögen ausgestattet sind, stellt demgegenüber die Anwesenheit einer höheren Anzahl von Schwung- oder Steuerfedern das progressive, die Gegenwart einer Minderzahl das atavistische Verhalten vor. Denn zweifellos stammen die jetzt lebenden guten Flieger von Vögeln mit geringerem Flugvermögen und schlechter entwickeltem Flugapparat ab. Die Vervollkommenung des letzteren wird wahrscheinlich bei dem heutzutage erreichten Entwicklungsgrad nicht halt machen, da die betreffenden Organe noch nicht an der Grenze ihrer Entwicklungsfähigkeit angelangt sind.

Die einzige Art der Gattung *Limnoithona* steht bezüglich der Ausbildung des fünften Fußes isoliert unter ihren Verwandten da: die Arten

von *Oithona* besitzen am Endgliede eine Borste, das Basalglied ist mit dem Thorax verschmolzen: die Borste dieses Gliedes entspringt für sich auf einer kleinen Erhebung (Burckhardt, Taf. 16 R, Fig. 17). Ähnlich gestaltet ist innerhalb der Gattung *Cyclops* der Fuß von *varicans* und *bicolor*, auf dessen einzigem Gliede eine Borste steht, während das Basalglied mit dem Thorax verschmolzen ist. Nur noch die Borste des Basalgliedes, welche selbständig lateral vom Endgliede entspringt, ist übrig geblieben. Auf parallelen Wegen und wohl unabhängig voneinander erreichten *Oithona* und *Cyclops varicans* und *bicolor* diesen Grad der Reduktion.

Bei einem Tier meiner *viridis*-Zucht (8M3A ♂, Fig. 39) fand ich, wie geschildert, eine ähnliche Rudimentation des einen fünften Fußes. Dadurch weist er starke Anklänge an die eben geschilderten Verhältnisse auf; das Endglied des Fußes (das allerdings keinen Anhang trägt) ist unmittelbar dem Thorax angefügt, die Borste des Basalgliedes entspringt isoliert auf einer Erhebung des Körpers. Der zukünftige Verlauf der Phylogenese von *Cyclops* wird voraussichtlich dadurch gekennzeichnet sein, daß die beiden rudimentären Beinpaare sich noch weiter reduzieren. Man wird aber darum noch nicht ohne weiteres jede beliebige, bei diesem oder jenem Exemplar auftretende Reduktion eines der Füße als ein Hinübergreifen in zukünftige stammesgeschichtliche Stadien deuten dürfen. Ich beobachtete eine Anzahl von Minus-Variationen, doch nur eine von diesen (8M3A ♂) liegt meines Erachtens annähernd in der Linie späterer phylogenetischer Entwicklung.

Wie aus allen Untersuchungen über den Entwicklungsgang der Organismenwelt mit immer größerer Deutlichkeit hervorgeht, stehen den einzelnen systematischen Gruppen für ihre Weiterentwicklung niemals unendlich viele Wege offen, vielmehr ist die Zahl der Möglichkeiten eines Fortschrittes wohl stets nur eine beschränkte (näheres siehe meine Arbeit, 1919). Je näher sich die betreffenden Tiere oder Pflanzen systematisch stehen, desto größer ist die Zahl der gemeinsamen Variationen (Zederbauer). Daher vollzieht sich gewissermaßen zwangsläufig bei verwandten Formen die phylogenetische Entwicklung oftmals in parallelen Bahnen. Auf Grund dieser Überlegungen und an Hand des bei 8M3A ♂ erhobenen Befundes vermute ich, daß *Cyclops viridis* bezüglich der Reduktion des fünften Fußpaares etwa den gleichen Weg gehen wird, auf dem *varicans* und *bicolor* bereits ein gutes Stück fortgeschritten ist. Der rechte fünfte Fuß von 8M3A ♂ würde somit vielleicht nicht eine genaue, wohl aber eine annähernde Vorstellung geben können.

wie in zukünftigen Zeiten der fünfte Fuß von *Cyclops viridis* aussehen wird.

Auffallend ist das fast stets asymmetrische Auftreten der Mißbildungen am fünften und sechsten Fußpaare meiner Zuchttiere. Die überzählige Borste erscheint immer nur rechts oder links, das gleiche gilt fast durchgehend für den behaarten Innenranddorn, der nur in zwei Fällen gleichzeitig rechts und links ausgebildet ist. Zwei Individuen (8J6 ♂, 8M10 ♂, Fig. 20 und 21) bildeten beiderseits Minus-Varianten des fünften Fußes aus. Beim sechsten Fuß fand ich nie Abnormitäten rechts und links, sondern nur rechts oder links. Eine Bevorzugung der einen Körperseite durch die Mißbildungen konnte nicht festgestellt werden.

Die abnormerweise sich einstellende asymmetrische Ausbildung der rudimentären Extremität bei *Cyclops* erinnert an die Asymmetrie des fünften Fußpaares, wie sie zum normalen Artbild der den Cyclopiden verwandten Centropagiden gehört. Beim ♂ von *Diaptomus* und *Eurytemora* ist der rechte, von *Heterocope* der linke fünfte Fuß stärker als der der anderen Körperseite entwickelt. Bei den Harpacticiden bestehen normalerweise keine Unterschiede zwischen rechts und links; treten jemals Unregelmäßigkeiten in der Beborstung des fünften Fußes auf, so sind sie im allgemeinen rechts und links gleichmäßig zu finden (Schmeil). Jedoch macht van Douwe auf einige Fälle unter den Harpacticiden aufmerksam, wo sich abnormerweise zwischen dem rechten und linken Fuß Unterschiede in der Borstenzahl ergeben. Der Gedanke liegt nahe, die Asymmetrie der Abnormitäten von *Cyclops viridis* und die stets asymmetrische Ausbildung des fünften Fußes der ♂ Centropagiden miteinander in Zusammenhang zu bringen. Man könnte annehmen, daß diesen Erscheinungen irgendeine gemeinsame Ursache, etwa eine weitgehende Autonomie des rechten und linken fünften Fußes bei den Copepoden und damit eine besondere Veranlagung zu Asymmetriebildungen zugrunde liegt.

Demgegenüber ist aber daran zu erinnern, daß im ganzen Tierreiche die Abnormitäten eine Neigung zu asymmetrischem Auftreten besitzen; vergleiche die Hyperdaktylie der Hühner und Säugetiere und des Menschen (Fackenheim, Cramer, Prentiss, Schwalbe, Bonnevie u. a.); überall werden Beispiele genannt, in denen die Abnormitäten an den Extremitäten nicht beiderseits, sondern entweder rechts oder links auftreten. Die abnorme Asymmetrie des fünften Fußes von *Cyclops viridis* und die normale der Centropagiden sind also zwei Er-



scheinungen, für die man nicht ohne weiteres die gleiche Ursache verantwortlich machen darf.

Unentschieden möchte ich die Frage lassen, ob ein Zusammenhang dafür anzunehmen ist, daß bei den Centropagiden die ♀♀ im Gegensatz zu den ♂♂ stets ein symmetrisches fünftes Fußpaar besitzen und daß die ♀ Nachkommen von *Cyclops viridis* 8 ♀ einen abnormen Innenranddorn nie und eine überzählige Borste viel seltener als die ♂♂ besitzen. Asymmetrie ist auch bei den Copepoden als fortgeschrittenes phylogenetisches Stadium zu bewerten. Deshalb tritt vielleicht eine solche bei den ♀♀ seltener auf als bei den höher differenzierten ♂♂. Möglicherweise ist irgendein, im übrigen völlig unbekannter Faktor in den ♀♀ der Copepoden wirksam, der bei den ♀ Centropagiden die Asymmetrie stets unterdrückt und der bei den aus der abnormen Zucht stammenden *viridis*-♀♀ die Ausbildung einer Abnormität meist verhindert, so daß der Prozentsatz abnormer ♀♀ bedeutend geringer ist als der abnormer ♂♂. Das Fehlen derartiger Hemmungen bei den ♂♂ würde bei den Centropagiden die Ausbildung eines asymmetrischen Fußpaares und in der abnormen *viridis*-Familie die höhere Zahl phänotypisch abnormer ♂♂ erklären.

## V. Der Verlauf der Zuchtversuche.

Im Abschnitt: Material und Methoden wurde bereits über die Herkunft meiner Zuchtexemplare das Nötige gesagt. Diese entstammen sämtlich ein und demselben Eisatz des ♀ *viridis* 8. Die Nauplien schlüpften am 24. Februar 1919. Der Vater der Tiere ist unbekannt; wahrscheinlich sind die letzteren nicht durchweg Vollgeschwister. Denn da die ♀♀ im allgemeinen von mehreren ♂♂ begattet werden, so ist es wohl ausgeschlossen, daß bei diesem Eisatz der im Receptaculum seminis aufgespeicherte Same nur eines einzigen ♂ zur Befruchtung der Eier Verwendung fand. Man muß also damit rechnen, daß unter den Nachkommen von *viridis* 8 ♀ sowohl Voll- wie Halbgeschwister vorhanden sind.

Als am 3. April die in dem Zuchtglase enthaltenen Tiere zum ersten Male genauer untersucht wurden, fanden sich acht ♂ differenzierte Larven, von denen drei in bezug auf den einen fünften Fuß mit Abnormitäten ausgestattet waren (8A, 8B, 8C, Fig. 24—26, Tabelle I). Dies veranlaßte mich, der betreffenden Zucht weiterhin eine besondere Aufmerksamkeit zu schenken. Bis zum 9. April wurden weitere 18 normale ♂♂ und 8 normale ♀♀ isoliert, am 14. April: 3 normale ♂♂ und ebensoviele

normale ♀♀, am folgenden Tage das letzte Exemplar: ein normales ♂. Insgesamt traten also 30 ♂♂ und 11 ♀♀ auf, ein Geschlechtsverhältnis, welches vom durchschnittlichen erheblich abweicht.

Es liegt eine gewisse Willkürlichkeit darin, daß ich in diesen wie in allen anderen Fällen das Geschlechtsverhältnis gerade bei den Tieren im Stadium der geschlechtlich differenzierten Larve bestimmte. Doch unter den gegebenen Umständen erhielt ich auf diese Weise Zahlen, die von Zufälligkeiten am wenigstens beeinflußt sind. Wäre keine Isolation der Tiere vor Eintritt der Geschlechtsreife nötig gewesen, so hätte eine Bestimmung des Geschlechtsverhältnisses naturgemäß an den erwachsenen Tieren stattgefunden. Ich mußte jedoch die ♂♂ und ♀♀ voneinander trennen, bevor sie voll entwickelt waren, um unkontrollierte Paarungen zu verhindern. Infolge des mit der Isolation verbundenen Wechsels der Lebensbedingungen starb immer ein gewisser Prozentsatz der Tiere, besonders unter den ♀♀. Diese Verluste blieben ohne Bedeutung, wenn ich die Zahl der ♂♂ und ♀♀ bereits bei den geschlechtlich differenzierten Larven feststellte.

Im Falle der Nachkommenschaft von *viridis* 8 ♀ traten die Abnormitäten unter denjenigen Individuen auf, die als erste das Stadium der geschlechtlich differenzierten Larve erreichten, also unter denen, bei welchen sich der Entwicklungsprozeß am raschesten vollzogen hatte. Dieser Punkt erschien mir anfangs als unwichtig. Es wird jedoch weiter unten dargelegt werden, daß das Auftreten der überzähligen Borste bei einem der sich am raschesten entwickelnden Tiere nicht lediglich ein Zufall ist. Ferner zeigte sich bei den Nachkommen von *viridis* 8 ♀, was sich im allgemeinen immer wieder bestätigte, daß das Gros der ♂ differenzierten Larven um einige Tage früher erscheint als das Gros der ♀ Larven. Am 3. April waren nur ♂ differenzierte Larven nachzuweisen, die ersten ♀ Geschlechts zeigten sich sechs Tage später (vergl. außer Tabelle I auch II, III und V). Offenbar benötigen die ♀♀ infolge ihrer Größe eine etwas längere Zeit zur Entwicklung als die ♂♂. Unter den 11 Töchtern von *viridis* 8 ♀ erlangten 10 die Geschlechtsreife; sie wurden mit ihren drei abnormen Brüdern gepaart und zwar mit 8A ♂ die ♀♀ 8E, 8J, 8K, mit 8B ♂ die ♀♀ 8F, 8H, 8L, 8N, mit 8C ♂ die ♀♀ 8D, 3G und 8M. Es war meine Absicht, die ♂♂ auch noch mit anderen ♀♀ als nur mit ihren Schwestern zu paaren. Ich isolierte also aus Fängen von verschiedenen Fundorten der Umgebung Halles ♀ differenzierte Larven, um sie zur Geschlechtsreife zu bringen. Über das Schicksal der einen dieser Kulturen berichtete

ich bereits oben. Von allen anderen  $\sigma$  differenzierten Larven wurden 13 Individuen zu geschlechtsreifen  $\sigma\sigma$ ; ich paarte jedes mit einem der abnormen  $\sigma\sigma$ . Aus keiner dieser Paarungen ging jedoch lebende Nachkommenschaft hervor. Offenbar sind die Schädigungen, welche den im letzten Larvenstadium sich entwickelnden Sexualapparat bei der Gefangensetzung treffen, so tiefgehende, daß die Erzeugung einer gesunden Nachkommenschaft unmöglich wird.

Die normalen Kontrollzuchten, welche ich neben der abnormen *viridis*-Familie hielt, verdanke ich 2  $\sigma\sigma$ , die mit Eipaketen am Abdomen versehen, aus einem der Fänge isoliert wurden. In der ersten Generation gedieh die Nachkommenschaft der beiden Tiere (welche *viridis* 17 und 20 genannt wurden) vortrefflich. Es bestand die Absicht, Angehörige dieser normalen Familien mit abnormen Tieren zu kreuzen. Doch wollte ich die beiden normalen Stämme, zunächst durch zwei weitere Generationen, vermittels Inzucht fortführen, bevor ich sie mit den Tieren aus der Familie 8 paarte, um sicher zu sein, daß sie genotypisch völlig normal seien. Leider wurden meine gesamten Zuchten in der dritten Generation fast gleichzeitig von demselben Grade der Unfruchtbarkeit betroffen. Der damals vorgenommene Versuch, in die Familie *viridis* 8 durch Kreuzung mit Tieren aus den Zuchten 17 und 20 frisches Blut hineinzubringen und sie dadurch vor dem Aussterben zu bewahren, scheiterte, weil keine der angesetzten Paarungen lebensfähige Nachkommen ergab. Das gleiche Ergebnis stellte sich ein, als ich versuchte, Tiere aus der Zucht 8 mit solchen, die aus frisch gefangenen Larven gezogen waren, zu paaren.

Worauf das Auftreten der Unfruchtbarkeit im Laufe der Generationen zurückzuführen ist, konnte ich nicht entscheiden; in der freien Natur wurde während der kritischen Zeit (September und Oktober) für *viridis* kein Stillstand in der Fortpflanzung bemerkt. Wahrscheinlich spielt bei meinen Versuchstieren der Umstand eine entscheidende Rolle, daß in der Gefangenschaft auf die Dauer nicht völlig jene Bedingungen hergestellt werden konnten, die für das völlige Wohlbefinden der Tiere notwendig sind. Wie es jedoch Woltereck und seinen Schülern gelungen ist, *Daphnia* auch in kleinen Gläsern durch eine beliebige Anzahl von Generationen zu züchten, so müßte dies für *Cyclops* sich erzielen lassen. Die hierfür notwendigen Bedingungen wurden jedoch von mir bisher nicht erkannt. Als Resultat liegen also die Zuchtergebnisse der *viridis*-Familie 8 aus drei Generationen und daneben diejenigen der Kontrollzuchten vor.



## Zeichenerklärung zu den Tabellen:

- r rechts,  
 l links,  
 b Borste des Basalgliedes verkümmert,  
 d Verdoppelung der Apikalborste des fünften Fußes und Verachtfachung der Mittelborste des sechsten Fußes,  
 h Hemmungsbildung des fünften Fußes,  
 i abnormer Innenranddorn,  
 [m] Mittelborste des sechsten Fußes verkümmert oder nicht ausgebildet,  
 n normales Individuum,  
 ss dorsale Borste des sechsten Fußes in ihrem distalen Ende verdoppelt,  
 ü überzählige Borste am Endgliede des fünften Fußes,  
 [ü] überzählige Borste rudimentär,  
 v ventraler Dorn des sechsten Fußes bei der ♀ differenzierten Larve vergrößert  
 vv ventraler Dorn des sechsten Fußes verdoppelt.

Die Zahlen I bis VI bezeichnen das erste bis sechste Gelege.

Tabelle I.

$? \times 8 \text{ ♀ (n)}$	
3. 4.: 5 ♂ n	9. 4.: 18 ♂ n      8 ♀ n
8 A ♂ (hr)	14. 4.: 3 ♂ n      3 ♀ n
8 B ♂ (ü l)	15. 4.: 1 ♂ n
8 C ♂ (b l)	

Tabelle II.

P: 8 A ♂ (hr) $\times$ 8 E ♀ (n)	F <sub>1</sub> : 8 E 9 ♂ (n) $\times$ 8 E 10 ♀ (n)
F <sub>1</sub> : I, II: 30. 5.: 8 ♂ n      18 ♀ n	F <sub>2</sub> : 10 ♂ n      9 ♀ n
8 E 1 ♂ (ü l)	F <sub>1</sub> : 8 E 11 ♂ (n) $\times$ 8 E 12 ♀ (n)
8 E 2 ♂ (ü d l)	F <sub>2</sub> : 7 ♂ n      6 ♀ n
4. 6.: 4 ♂ n      9 ♀ n	P: 8 A ♂ (hr) $\times$ 8 J ♀ (n)
8 E 3 ♂ (ü l)	F <sub>1</sub> : 22./23. 7.: 55 ♂      47 ♀ n
13. 6.: 4 ♂ n      7 ♀ n	8 J 4 ♂ (ü l)
8 E 4 ♂ ([m] l)	8 J 5 ♂ (ü r)
VI: 27. 6.: 2 ♀ n	8 J 6 ♂ (ir l)
III, V: 14. 7.: 23 ♂ n      16 ♀ n	8 J 8 ♂ (ü r)
8 E 14 ♂ (hr)	5. 8.: 6 ♀ n
25. 7.: 1 ♂ n      7 ♀ n	
8 E 15 ♂ (v v l)	P: 8 A ♂ (hr) $\times$ 8 K ♀ (n)
F <sub>1</sub> : 8 E 2 ♂ (ü d l) $\times$ 8 E 8 ♀ (n)	F <sub>1</sub> : 20 ♂ n      25 ♀ n
F <sub>2</sub> : 7 ♂ n      8 ♀ n	

Tabelle III.

P: $8B \sigma^7(\ddot{u}l) \times 8F \varphi(n)$			P: $8B \sigma^7(\ddot{u}l) \times 8L \varphi(n)$		
F <sub>1</sub> :	31. 5./6. 7.: 35 $\sigma^7 n$	36 $\varphi n$	F <sub>1</sub> :	29. 5.: 10 $\sigma^7 n$	1 $\varphi n$
	19. 7.: 24 $\sigma^7 n$	19 $\varphi n$		18. 7.: 18 $\sigma^7 n$	
	8 F 2 $\sigma^7(i r)$			8 L 1 $\sigma^7(i r)$	17 $\varphi n$
	19. 9.: 15 $\sigma^7 n$	13 $\varphi n$		26. 8.: 9 $\sigma^7 n$	6 $\varphi n$
	8 F 3 $\sigma^7(i r)$			8 L 4 $\sigma^7(b r)$	
	21. 9.: 7 $\sigma^7 n$	6 $\varphi n$	P: $8B \sigma^7(\ddot{u}l) \times 8N \varphi(n)$		
	8 F 5 $\sigma^7(i l)$		F <sub>1</sub> :	I—III: 6. 6.: 13 $\sigma^7$	13 $\varphi n$
	27. 9.: 1 $\sigma^7 n$	3 $\varphi n$		8 N 1 $\sigma^7(\ddot{u} r)$	
	3. 10.: 1 $\sigma^7 n$	7 $\varphi n$		23. 6.: 9 $\sigma^7 n$	13 $\varphi n$
P: $8B \sigma^7(\ddot{u}l) \times 8H \varphi(n)$				8 N 2 $\sigma^7(i r)$	
F <sub>1</sub> :	1 $\sigma^7 n$	5 $\varphi n$	IV, V:	17. 7.: 13 $\sigma^7 n$	8 $\varphi n$
				8 N 6 $\sigma^7(\ddot{u} \ddot{u} r)$	
				8 N 7 $\sigma^7(v v r)$	
				26. 8.: 2 $\varphi n$	

Tabelle IV.

P: $8C \sigma^7(b l) \times 8D \varphi(n)$		
F <sub>1</sub> :	I—III: 2. 6.: 12 $\sigma^7 n$	7 $\varphi n$
	8 D 1 $\sigma^7([\ddot{u}] [m] l)$	8 D 2 $\varphi(\ddot{u} r)$
	9. 6.: 7 $\sigma^7 n$	5 $\varphi n$
	8 D 4 $\sigma^7(\ddot{u} r)$	8 D 3 $\varphi(\ddot{u} r)$
	8 D 5 $\sigma^7(\ddot{u} r)$	
	17. 6.: 1 $\sigma^7 n$	7 $\varphi n$
	24. 6.: 1 $\sigma^7 n$	8 D 6 $\varphi(\ddot{u} l)$
	IV: 24. 6.: 8 D 7 $\sigma^7(i r)$	3 $\varphi n$
	V: 26. 8.: 4. 9.: 4 $\sigma^7 n$	2 $\varphi n$
		8 D 8 $\varphi(ssr)$
F <sub>1</sub> : $8D5 \sigma^7(\ddot{u} r) \times 8D6 \varphi(\ddot{u} l)$		
F <sub>2</sub> :	26. 7.: 8 D 6 A $\sigma^7([\ddot{u}] l)$	
	26. 7.: }	
	6. 8.: } zusammen 5 $\sigma^7 n$	4 $\varphi n$
	25. 8.: 6 $\sigma^7 n$	11 $\varphi n$
	1 $\sigma^7(i r l)$	
F <sub>2</sub> : $n \sigma^7 \times 8D6B \varphi(n)$		
F <sub>3</sub> :	1 $\sigma^7 n$	2 $\varphi n$
F <sub>2</sub> : $n \sigma^7 \times 8D6C \varphi(n)$		
F <sub>3</sub> :	11 $\sigma^7 n$	12 $\varphi n$

Tabelle V.

P: $8C \sigma^7 (b1) \times 8G \varnothing (n)$		25. 8.: $26 \sigma^7 n$	25 $\varnothing n$
F <sub>1</sub> : $28. 5.: 9 \sigma^7 n$	5 $\varnothing n$	$2 \sigma^7 (ir)$	
10. 6.: $12 \sigma^7 n$	7 $\varnothing n$	$1 \sigma^7 (il)$	
$8G1 \sigma^7 ([ü]l)$		$1 \sigma^7 (ir1)$	
1. 7.: $8G3 \sigma^7 (ir)$		4. 9.: $1 \varnothing n$	1 $\varnothing n$
15. 7.: $21 \sigma^7 n$	13 $\varnothing n$	15. 10.: $1 \sigma^7 n$	4 $\varnothing n$
22. 9.: $9G7 \sigma^7 (ir)$	9 $\varnothing n$	F <sub>1</sub> : $8G1 \sigma^7 ([ü]l) \times 8G4 \varnothing (n)$	
F <sub>1</sub> : $8G1 \sigma^7 ([ü]l) \times 8G2 \varnothing (n)$		F <sub>2</sub> : $6. 8.: 7 \sigma^7 n$	7 $\varnothing n$
F <sub>2</sub> : $30. 7.: 12 \sigma^7 n$	8 $\varnothing n$	$8G4C \sigma^7 (il)$	
$8G2A \sigma^7 (ir)$		26. 8.: $6 \sigma^7 n$	9 $\varnothing n$
$1 \sigma^7 (il)$		F <sub>1</sub> : $8G3 \sigma^7 (ir) \times 8G5 \varnothing (n)$	
5. 8.: $4 \sigma^7 n$	1 $\varnothing n$	F <sub>2</sub> : $10 \sigma^7 n$	28 $\varnothing n$
$1 \sigma^7 (il)$			

Tabelle VI.

P: $8C \sigma^7 (b1) \times 8M \varnothing (n)$		F <sub>1</sub> : $8M5 \sigma^7 (n) \times 8M4 \varnothing (n)$	
F <sub>1</sub> : $17. 6.: 6 \sigma^7 n$	10 $\varnothing n$	F <sub>2</sub> : $6 \sigma^7 n$	5 $\varnothing n$
26. 6.: $8 \sigma^7 n$	4 $\varnothing n$	$8M4B \sigma^7 (vvr)$	
$8M2 \varnothing (ür)$		$8M4C \sigma^7 (ül)$	
$8M3 \varnothing (vrl)$		F <sub>1</sub> : $8M7 \sigma^7 (n) \times 8M6 \varnothing (n)$	
4. 7.: $8M10 \sigma^7 (hrl)$		F <sub>2</sub> : $8 \sigma^7 n$	6 $\varnothing n$
22. 9.: $20 \sigma^7 n$	21 $\varnothing n$	F <sub>1</sub> : $8M9 \sigma^7 (n) \times 8M8 \varnothing (n)$	
F <sub>1</sub> : $8E2 \sigma^7 (üdl) \times 8M2 \varnothing (ür)$		F <sub>2</sub> : $5 \sigma^7 n$	3 $\varnothing n$
F <sub>2</sub> : $6 \sigma^7 n$			
F <sub>1</sub> : $8M10 \sigma^7 (hrl) \times 8M3 \varnothing (vrl)$			
F <sub>2</sub> : $11 \sigma^7 n$	8 $\varnothing n$		
$8M3A \sigma^7 (hrl)$			

8E  $\varnothing$  produzierte sechsmal Eipakete, nachdem es mit 8A  $\sigma^7$  gepaart war (Tabelle II). Dieses  $\sigma^7$  zeichnete sich dadurch aus, daß es am rechten fünften Fuß statt des Endgliedes nur ein kleines Rudiment trug (Fig. 24). Die Nachkommen des ersten und zweiten Satzes wurden frühzeitig miteinander in einem Glase vereinigt, ebenso die des dritten und fünften. Aus den Eiern der vierten Ablage entwickelten sich keine Nachkommen, aus denen der sechsten nur zwei normale  $\varnothing \varnothing$ .

Die Nachkommen des ersten und zweiten Satzes wiesen bei der ersten Kontrolle am 30. Mai acht normale und zwei abnorme  $\sigma^7$  Larven auf. Es waren dies 8E1  $\sigma^7$  (mit langer überzähliger Borste links, ähnlich wie Fig. 32a) und 8E2  $\sigma^7$  (mit überzähliger Borste links, doppelter



Apikalborste und verachtffacher Mittelborste des sechsten Fußes, Fig. 31): außerdem fanden sich 18 normale ♀ Larven. Am 4. Juni wurden weitere vier normale ♂ Larven und eine solche mit einer überzähligen Borste am linken fünften Fuße (SE3 ♂, ähnlich wie Fig. 33a), dazu neun normale ♀ festgestellt. Am 13. Juni konstatierte ich die letzten geschlechtlich differenzierten Larven in diesem Glase: vier normale ♂ Larven und eine ♂ Larve, bei der am rechten sechsten Fuße die mittlere Borste fehlte (SE4 ♂), außerdem sieben normale ♀ Larven.

Am 27. Juni wurden die einzigen Nachkommen aus dem sechsten Satze: zwei ♀ Larven untersucht, die sich als normal erwiesen. Am 14. und 25. Juli kamen die Individuen des dritten und fünften Eisatzes, die zusammen aufwuchsen, zur Untersuchung: der erstgenannte Tag ergab 23 normale ♂ und 16 ♀ Larven, außerdem eine abnorme ♂ Larve (SE14 ♂), welche insofern eine Ähnlichkeit mit ihrem Vater aufweist, als eine Reduktion des rechten fünften Fußes vorliegt, nur daß dieselbe hier bedeutend weiter geht als dort: es ist nicht nur das Endglied, sondern der ganze Fuß stark reduziert (Fig. 38). Am 25. Juli wurden die letzten Individuen aus diesem Zuchtglase entnommen: zwei ♂ Larven, von denen die eine links eine Verdoppelung der ventralen Borste des sechsten Fußes zeigt (Fig. 43) und sieben normale ♀ Larven. Alles in allem hatte SE ♀ und 46 ♂ und 59 ♀ Nachkommen. Von den ♂ Tieren waren sechs als Abnormitäten anzusprechen: zwei mit überzähliger Borste, eines mit überzähliger Borste und Doppel- resp. Mehrfachbildung am fünften und sechsten Fuße, eines mit reduziertem fünften Fuß, eines mit Hemmungs- und eines mit Doppelbildung am sechsten Fuß. Wie sich später beim Vergleich aller meiner Notizen ergab, treten die Tiere mit überzähliger Borste im allgemeinen unter denjenigen Individuen auf, welche in der gesamten Nachkommenschaft eines ♀ als die ersten isoliert werden, die also den Entwicklungsprozeß am raschesten vollenden (näheres siehe unten). Die anderen Abnormitäten erscheinen dagegen, wie schon bei der Nachkommenschaft von SE ♀ ersichtlich, durchaus regellos.

Hätte ich die Individuen der verschiedenen Eisätze getrennt voneinander aufgezogen, so ließe sich noch genauer, als dies jetzt geschehen kann, angeben, welchem Paketpaare die einzelnen Mißbildungen angehören. Da ich die Wichtigkeit dieses Punktes erst später erkannte, als die Zuchten bereits am Aussterben waren, so blieben meine Bemühungen vergeblich, neue Versuche anzusetzen, welche in dieser Hinsicht genauer kontrolliert worden wären. Ich muß also die Frage offen lassen, wie sich unter den Nachkommen von SE ♀ die drei Tiere mit

überzähliger Borste auf den ersten und zweiten Eisatz verteilen. Von den vorhandenen Möglichkeiten soll nur die folgende erörtert werden. Vielleicht traten am 30. Mai und 4. Juni jeweils die ersten geschlechtlich differenzierten Larven des ersten resp. zweiten Eisatzes auf; beide Male befanden sich unter diesen Tieren solche mit überzähliger Borste: im ersteren Falle zwei, im zweiten Falle eines. Warum ich gerade diese Möglichkeit ausführlicher diskutiere, wird sich bei der Besprechung der Nachkommenschaft von 8N ♀ ergeben.

Unter den 46 Söhnen von 8E ♀ war nur ein Individuum, das durch die Reduktion des rechten fünften Fußes dem Vater bis zu einem gewissen Grade glich, zwei ähnelten ihrem Onkel 8B ♀ durch das Vorhandensein einer überzähligen Borste am linken fünften Fuße. Die zwei Individuen, welche am sechsten Fuße Abnormitäten aufwiesen, lehnten sich an kein Vorbild der vorhergehenden Generationen an, ebenso war mit 8E2 ♂ durch die Doppel- resp. Achtfachbildung am fünften resp. sechsten Fuße ein novum gegeben. Diese verschiedenen Arten der Abnormitäten traten ohne Regel teils an der rechten, teils an der linken Körperseite auf. Die ♀ Nachkommen glichen sämtlich der Mutter dadurch, daß sie normal waren.

Der Prozentsatz der Abnormitäten ( $13^0_0$ ) unter den ♂♂ ist in diesem Falle zu hoch, als daß man an ein zufälliges Vorkommnis denken könnte. Andererseits ist derselbe zu niedrig, als daß eine mendelistische Deutung möglich wäre, selbst wenn man sich vorstellt, daß alle Abnormitäten durch das gleiche Gen verursacht worden sind.

Außer mit 8E ♀ wurde 8A ♂ mit 8J ♀ und 8K ♀ gepaart. Die Nachkommen von 8J ♀ (Tabelle II) entwickelten sich fast alle gleichzeitig zu geschlechtlich differenzierten Larven, so daß ich am 22. und 23. Juli im ganzen 55 normale ♂ Larven und 47 normale ♀ Larven notieren konnte. Außerdem wurden 3 ♂♂ mit überzähliger Borste, von denen das eine (8J4 ♂, Fig. 35) dieselbe am linken, die beiden anderen (8J5 ♂, Fig. 36, und 8J8 ♂, ähnlich wie Fig. 32a) dieselbe am rechten fünften Fuße trugen, und 1 ♂ mit jederseits abnorm gekrümmtem Innenranddorn festgestellt (8J6 ♂, Fig. 21). Am 5. August fanden sich weitere sechs normale ♀ Larven. Nicht eingerechnet sind hier jene Individuen, welche auf dem vorletzten Larvenstadium zu Regenerationsversuchen verwendet wurden. 8K ♀ hatte nur normale Nachkommen: 20 Söhne und 25 Töchter (Tabelle II).

8B ♂ (Fig. 25), ausgestattet mit einer überzähligen Borste am linken fünften Fuße, wurde mit vier seiner Schwestern gepaart. Die

erste von diesen, 8F ♀, hatte 86 Söhne und 84 Töchter (Tabelle III). Die Entwicklung der einzelnen Tiere verlief so verschieden rasch, daß sich der Übertritt in das letzte Larvenstadium bei dem ersten am 31. Mai, bei den letzten am 3. Oktober vollzog. Als Abnormitäten fanden sich 3 ♂♂. 8F2 ♂, isoliert am 19. Juli, zeigt rechts einen behaarten Innenranddorn (Fig. 18): auffallend war die hammerartige Form der dorsalen Borste des linken sechsten Fußes bei der ♂ differenzierten Larve (Fig. 45). Diese Bildung machte nach der letzten Häutung einer völlig normalen Borste Platz. 8F3 ♂, untersucht am 19. September, besitzt ebenfalls rechts einen behaarten Innenranddorn. 8F5 ♂ am 21. September als ♂ differenzierte Larve festgestellt, besitzt links einen plumpen abnormen Innenranddorn (Fig. 23); das Tier starb, ohne Geschlechtsreife zu erlangen.

8H ♀, das zweite der mit 8B ♂ gepaarten Tiere, hat nur einen Sohn und fünf Töchter aufzuweisen, die das Stadium der geschlechtlich differenzierten Larve erreichten (Tabelle III). Sie waren alle normal. 8L ♀ besaß 39 lebende Söhne und 24 Töchter (Tabelle III). Von diesen zeigt 8L1 ♂ rechts einen behaarten Innenranddorn. Die dorsale Borste des linken sechsten Fußes war bei 8L3 vor der letzten Häutung hakig gebogen (Fig. 46), nach derselben normal. Bei 8L4 ♂ zeigt sich die Borste des rechten Basalgliedes verkrüppelt (Fig. 40); da dieses ♂ eines der wenigen Tiere ist, die trotz regelmäßiger Kontrolle der Zuchtgläser als geschlechtlich differenzierte Larve übersehen und erst nach der letzten Häutung bemerkt wurde, so kann ich nicht angeben, ob diese Mißbildung bereits auf früherem Stadium vorhanden war oder sich erst im letzten einstellte.

8N ♀ produzierte fünfmal Eipakete (Tabelle III). Die ersten drei Eisätze wurden in einem Zuchtglase miteinander vereinigt, ebenso die beiden letzten. Die Untersuchung der ersteren ergab am 6. Juni: 13 normale ♂ Larven, ebensoviele ♀ differenzierte Larven und 1 ♂ Larve mit einer überzähligen Borste rechts (vom Typ der breiten gezähnten). Bis zum 23. Juni fanden sich in diesem Glase weitere 10 ♂ differenzierte Larven, von denen eine rechts einen behaarten Innenranddorn aufwies (Fig. 19), sowie 13 normale ♀ Larven. Die aus dem vierten und fünften Eisatz stammenden Tiere erreichten bis auf zwei Ausnahmen am 17. Juli das letzte Larvenstadium, es waren 15 ♂♂ und 8 ♀♀. Unter den ♂♂ befanden sich zwei Abnormitäten: 8N6 ♂ mit verdoppelter überzähliger Borste am rechten fünften Fuße (Fig. 37) und 8N7 ♂ (Fig. 43) mit verdoppelter ventraler Borste des rechten sechsten



Fußes. Als Nachzügler wurden zwei weitere normale ♀ Larven am 26. August festgestellt.

Die Paarung des durch überzählige Borste links ausgezeichneten 8B ♂ mit 8F ♀ und 8L ♀ ergab also im ganzen vier abnorme Innenranddorne, d. h. Mißbildungen, die in der Familie *viridis* 8 bisher noch nicht aufgetreten waren. Vielleicht darf man die Verbildung der Borste des Basalgliedes bei 8 L4 ♂ (Fig. 40) als Anklang an die entsprechende Borste von 8 C ♂ (Fig. 26) auffassen. Nur unter den Söhnen von 8 N ♀ sind 2 ♂♂ aufzufinden, die dadurch an ihren Vater 8 B ♂ erinnern, daß das eine eine einfache, das andere eine verdoppelte überzählige Borste aufweist. Daneben ist ein Exemplar mit abnormem Innenranddorn und eines mit verdoppeltem ventralen Dorn des 6. Fußes erwähnenswert.

8 C ♂ (Fig. 26), dessen Borste des linken Basalgliedes meine Aufmerksamkeit erregt hatte, wurde mit drei seiner Schwestern gepaart. 8 D ♀ gelangte 5mal zur Eiablage (Tabelle IV). Der 4. und 5. Eisatz wurde jeder für sich aufgezogen, die drei ersten vereinigte ich frühzeitig miteinander. Dadurch ist es nicht möglich, festzustellen, welchem Eipaketpaare die Individuen mit überzähliger Borste, die sich in dem betreffenden Zuchtglase einstellten, angehören: immerhin läßt sich soviel angeben, daß sich dieselben nicht unter den sich am langsamsten entwickelnden Individuen befanden. Wären alle Würfe getrennt aufgezogen worden, so hätte sich vielleicht gezeigt, daß in jedem die durch eine überzählige Borste ausgezeichneten Exemplare sich unter den am schnellsten sich entwickelnden Tieren befänden. Bei der bestehenden Vermengung der drei Würfe läßt sich etwas Derartiges nur mehr vermutungsweise aussprechen.

Die ersten geschlechtlich differenzierten Nachkommen von 8 D ♀ wurden am 2. Juni festgestellt und zwar 12 normale ♂♂ und 7 normale ♀♀ (Tabelle IV). Außerdem fand sich 1 ♂ Larve (8 D1, Fig. 28) mit rudimentärer überzähliger Borste und verkümmelter Mittelborte des linken 6. Fußes sowie 1 ♀ Larve (8 D2) mit überzähliger Borste am rechten 5. Fuße. Am 9. Juni traten neben 7 normalen ♂ und 5 normalen ♀ Larven 3 mit überzähliger Borste am rechten 5. Fuße versehene Larven auf: und zwar 2 ♂ und 1 ♀. Der 17. und 24. Juni ergab nur mehr je 1 normales ♂. Da sich die ♀♀ durchschnittlich etwas langsamer entwickeln als die ♂♂, so ist es erklärlich, daß sich am erstgenannten Tage noch 8 ♀ Larven zeigten, darunter eine solche, die am linken 5. Fuße mit einer überzähligen Borste versehen war. Am

24. Juni stellten sich außer der bereits genannten 1 normalen ♂ noch 3 normale ♀ Larven ein. Am gleichen Tage wurde als Ergebnis des 4. Eisatzes konstatiert: 1 ♂ Larve mit rechtem behaarten Innenranddorn und 2 normale ♀ Larven. Nicht viel zahlreicher ist die Nachkommenschaft des 5. Wurfes: Am 26. August fand ich 1 ♂ Larve, deren dorsale Borste des rechten 6. Fußes am distalen Ende gespalten war (Fig. 51) und am 4. September 4 normale ♂ Larven. Außer bei 8 D1 ♂, wo die überzählige Borste nur rudimentär entwickelt ist, zeigt dieselbe bei den Nachkommen von 8 D ♀ stets den gleichen Typ; sie ist schwertförmig und gezähnt, gleichgültig, ob sie einem ♂ oder ♀ und der rechten oder linken Körperseite angehört.

Die Nachkommenschaft von 8 G ♀ (Tabelle V), die fünf Würfen entstammt, wurde leider in meinen Notizen recht summarisch behandelt; immerhin ist ersichtlich, daß die einzige ♂ Larve, welche eine überzählige Borste trägt, und zwar eine solche als Rudiment auf der linken Seite, in der Zahl der ersten 22 ♂ Nachkommen auftritt. Unter den später entwickelten 23 Individuen finden sich zwei Tiere, die rechts einen abnormen Innenranddorn aufweisen: 8 G3 ♂ besitzt einen solchen mit zerklüfteter Spitze (Fig. 22), 8 G7 ♂ einen fein behaarten Innenranddorn. Bei den 34 Töchtern sind keine Abnormitäten vorhanden.

Auch bezüglich der Nachkommen von 8 M ♀ (Tabelle VI), für welche keine sehr eingehenden Angaben vorliegen, geht wenigstens soviel aus den Aufzeichnungen hervor, daß das eine mit einer überzähligen Borste ausgestattete Tier (in diesem Falle handelt es sich um ein ♀, nämlich 8 M2) unter den ersten 16 seiner Schwestern nachgewiesen werden konnte, während von den 21 später das letzte Larvenstadium erreichenden Individuen keines Träger einer Abnormität war. Gleichzeitig mit 8 M2 ♀ wurde die ♂ Larve 8 M3 gefunden, bei der beiderseits der ventrale Dorn des 6. Fußes vergrößert war (Fig. 48). Wie bereits mitgeteilt, verschwand diese Abweichung mit der letzten Häutung wieder vollständig, so daß ich mich für berechtigt halte, das betreffende Tier nicht den eigentlichen Abnormitäten zuzurechnen. Unter den 35 Brüdern von 8 M2 ♀ ist eine einzige Mißbildung vorhanden, eine Minus-Variation, die dadurch zustande kommt, daß Endglied und Innenranddorn der beiden 5. Füße stark verschmälert sind (8 M10 ♂, Fig. 20). Nicht eingerechnet sind hier jene Individuen, welche auf dem vorletzten Larvenstadium zu Regenerationsversuchen verwendet wurden.

8 M ♀ und 8 D ♀ erweisen sich also als die einzigen Mütter, welche abnorme Töchter und zwar solche mit überzähliger Borste auf-

zuweisen haben. Unter den Nachkommen von 8 D ♂ traten 3 ♂♂ und 3 ♀♀ mit überzähliger Borste auf, unter denjenigen von 8 M ♀ ist das einzige Individuum mit der genannten Abnormität 1 ♀. Zählt man alle Träger überzähliger Borsten in dieser Generation zusammen, so ergeben sich 12 ♂♂ und 4 ♀♀. Von weiteren Abnormitäten des 5. und 6. Fußes sind befallen 15 ♂♂ (abgesehen von 8 E2 ♂ und 8 D1 ♂, welche mit einer überzähligen Borste und einer Abnormität des 6. Fußes gleichzeitig behaftet sind). Diese Abnormitäten stellen sich dar als Hemmungsbildungen des 5. Fußes, als verdoppelte ventrale und als fehlende Mittelborste des 6. Fußes, in einem Falle als Mißbildung der Basalgliedborste; sodann in der Mehrzahl der Fälle als abnorme Innenranddorne. Von allen letztgenannten Mißbildungen sind die ♀♀ durchgehends verschont geblieben. Nur zwei zweifelhafte Fälle konnten unter den ♀ Exemplaren festgestellt werden, bei denen eine Abweichung vom Normalen vorliegt; der eine betrifft 8 D8 ♀, bei welchem rechts eine teilweise verdoppelte dorsale Borste des 6. Fußes vorhanden ist, und 8 M3 ♀, bei dem vorübergehend, nämlich im Stadium der geschlechtlich differenzierten Larve, der ventrale Dorn des 6. Fußes von ungewöhnlicher Länge war.

Bei Fortführung der Zuchten in der folgenden Generation wollte ich versuchen, ob es möglich sei, den Prozentsatz abnormer Tiere, insbesondere solcher mit überzähliger Borste, dadurch zu heben, daß ich ♂♂ und ♀♀, die mit einer solchen Abnormität behaftet waren, untereinander paarte. Von vornherein konnte man zweifelhaft sein, ob dieser Versuch gelingen würde, da die Zahl der Abnormitäten in den beiden vorhergehenden Generationen so gering war, daß die erbliche Übertragung nicht nach den einfachen Mendelschen Regeln erfolgt sein konnte. Weitere Versuche sollten dahin gehen, experimentell durch Veränderung der „Lebenslage“ eine Erhöhung der Zahl abnormer Nachkommen herbeizuführen, in ähnlicher Weise, wie dies die Botaniker bei pflanzlichen „Zwischenrassen“ erreichten. Auf zoologischem Gebiete liegen Versuche von Woltereck vor, welcher bei *Daphnia* durch einen Temperatursturz das Auftreten eines Atavismus herbeiführen konnte. Wenn er die Mutter, kurz bevor die Eier in den Brutraum übertreten, aus Wasser von 25° C in solches von 12° versetzte, so bildete ein hoher Prozentsatz ihrer Kinder ein regressives Merkmal, nämlich Scheitelzähnchen, aus.

Neben einer größeren Anzahl normaler ♀♀ standen mir für die Weiterzucht 4 ♀♀ mit überzähliger Borste zur Verfügung. Diese letzteren



wurden sämtlich mit ♂♂ gepaart, welche sich durch ebendieselbe Abnormität auszeichneten. Zwei Möglichkeiten waren hierfür vorhanden, nämlich Tiere zu paaren, die die Mißbildung auf der gleichen Seite, und solche, die dieselbe auf verschiedenen Seiten trugen. Beide Arten des Versuches fanden statt. Leider wurden zwei der abnormen ♀♀ Opfer meiner Lebenslageversuche und unter diesen gerade dasjenige, welches durch ein ♂ belegt worden war, das die überzählige Borste auf der gleichen Seite trug wie dieses ♀.

Ich richtete die letztgenannten Versuche in der Weise ein, daß die jungen geschlechtsreifen ♂♂ und ♀♀, wenn ich sie einige Tage nach der letzten Häutung zum Zwecke der Paarung in einem Glase vereinte, dabei unvermittelt in eine veränderte Lebenslage versetzt wurden. Dieselbe unterschied sich von dem gewöhnlichen Milieu entweder durch die Nahrungsmenge oder durch die Temperatur. Die erstere wurde auf die Weise reichlicher geboten, daß ich das Infusorienwasser nicht nur in einigen Tropfen, sondern bis zu  $\frac{1}{6}$  der Gesamtmenge dem Wasser zusetzte. Ein Temperatursturz wurde herbeigeführt, indem die Tiere aus Wasser von 22° C in solches von 15° überführt wurden.

Während der der letzten Häutung folgenden Tage zeigten sich die Tiere ganz besonders empfindlich, und zwar die ♀♀ in noch höherem Maße als die ♂♂. Denn bei letzteren sind um diese Zeit die Geschlechtsprodukte bereits vollständig entwickelt, bei ersteren befindet sich dagegen der erste Eisatz im Wachstum begriffen. Eine Folge dieser Empfindlichkeit war, daß zwei der mit überzähliger Borste ausgestatteten ♀♀, wie auch einige normal gestaltete, dazu eine Anzahl abnormer und normaler ♂♂ bei derartigen Lebenslageversuchen zu Grunde gingen. Angesichts der Beschränktheit meines Materials sah ich deshalb davon ab, die letzteren Versuche fortzuführen.

Lebende Nachkommenschaft erzielte ich von folgenden Tieren: 8E2 ♂ (ausgezeichnet am linken fünften Fuß durch eine überzählige Borste und eine Verdoppelung der Apikalborste und am linken sechsten Fuße durch eine Verachtfachung der Mittelborste), wurde gepaart mit seiner normalen Schwester 8E8 ♀ (Tabelle II) und dem ♀ 8M2 (Tabelle VI), welch letzteres an der rechten Körperseite eine überzählige Borste trug. Als Nachkommen des erstgenannten ♀ traten sieben Söhne und acht Töchter, als solche des letztgenannten sechs Söhne auf. Hier macht sich jene bereits eingangs besprochene Unfruchtbarkeit geltend, welche alle Zuchten gleichmäßig ergriff, und die meine Kulturen schließlich zum Aussterben brachte. Weiterreichende Folgerungen lassen sich aus diesen beiden

Fällen angesichts der beschränkten Nachkommenzahl nicht ziehen; immerhin scheint es bemerkenswert, daß nicht nur im ersten, sondern auch im zweiten Falle, in welchem beide Eltern mißbildet waren, alle Nachkommen sich als normal erwiesen.

Unter den Nachkommen von 8E ♀ wurden außer 8E2 ♂ noch die normalen Tiere 8E9 ♂ und 8E10 ♀, sowie 8E11 ♂ und 8E12 ♀ miteinander zur Kopulation gebracht (Tabelle II). Diese Paarungen ergaben nur normale Tiere, nämlich 10 ♂♂ und 9 ♀♀, resp. 7 ♂♂ und 6 ♀♀.

Von den Paarungen zwischen Tieren mit überzähliger Borste ergab außer der oben besprochenen noch eine zweite Nachkommen, nämlich diejenige zwischen den Vollgeschwistern 8D5 ♂ und 8D6 ♀ (Tabelle IV). Das ♂ trug die überzählige Borste rechts, das ♀ links. Das Ergebnis war folgendes: Am 26. 7. wurde eine Larve mit überzähliger Borste links isoliert, welche drei Tage darauf starb, ohne Geschlechtsreife erlangt zu haben. Außer ihr waren noch einige normale ♂ Larven vorhanden, deren Zahl ich jetzt nicht mehr feststellen kann. Groß kann dieselbe aber deshalb nicht gewesen sein, weil am 6. 8. insgesamt erst fünf normale ♂ Exemplare vorhanden waren. An diesem Tage stellten sich die ersten ♀ Larven ein: vier normale Tiere. Am 25. 8. wurden weitere geschlechtlich differenzierte Larven konstatiert: 11 normale ♀♀ und 7 ♂♂: unter den letzteren trug ein Exemplar beiderseits am fünften Fuße einen behaarten Innenranddorn. Das Ergebnis dieser letztbesprochenen Paarung war also: 13 Söhne und 15 Töchter; unter denselben fanden sich zwei abnorme ♂♂, eines trug eine überzählige Borste, das andere jederseits einen behaarten Innenranddorn.

8G1 ♂, links mit einer rudimentären überzähligen Borste behaftet (Fig. 29) wurde gepaart mit seinen beiden normalen Schwestern 8G2 ♀ und 8G4 ♀ (Tabelle V). Dem ersteren ♀ entstammen 50 ♂♂ und 39 ♀♀. Unter den ♂♂ sind mit abnormen Innenranddornen ausgestattet: auf der rechten Körperseite drei, auf der linken drei und auf beiden Seiten eins. Weitere Abnormitäten wurden nicht bemerkt. Von 8G4 ♀ ließen sich 14 ♂♂ erzielen, davon trägt eines links einen infolge seiner Größe als abnorm anzusprechenden Innenranddorn. Die 16 ♀ Nachkommen waren alle normal.

8G3 ♂ (Fig. 22), mit abnormem rechten Innenranddorn, wurde mit einer seiner normalen Schwestern gepaart: das Ergebnis waren 10 normale ♂♂ und 28 ebensolche ♀♀ (Tabelle V).

8M10 ♂ (Fig. 20), dessen beiden fünften Füße durch ihre Verschmälerung eine Minusvariation darstellen, paarte ich mit 8M3 ♀. bei

welchem im Stadium der geschlechtlich differenzierten Larve die beiden ventralen Dorne des sechsten Fußes vergrößert waren (Tabelle VI). Die Nachkommenschaft setzte sich aus 12 ♂♂ und 8 ♀♀ zusammen; unter diesen ist 1 ♂ wiederum eine Minusvariation, indem der fünfte Fuß links völlig fehlt und rechts bis auf geringe Reste reduziert ist. Ob hier eine engere Verknüpfung zwischen der Mißbildung bei Vater und Sohn vorliegt oder ob es richtiger ist, von einer fakultativ-identischen Vererbung zu sprechen, soll später erörtert werden. Im letzteren Falle wäre ein „Zufall“ nicht darin zu sehen, daß beim Sohne überhaupt eine Mißbildung auftrat, sondern darin, daß dieselbe bei Vater und Sohn ungefähr in der gleichen Richtung gelegen ist.

Unter der Schar der Geschwister von 8M10 ♂ und 8M3 ♀ wurden drei normale Paare gebildet (Tabelle VI). Die Nachkommenschaft zweier der in Frage kommenden ♀♀, 8M6 und 8M8, sei nur kurz erwähnt: sie bestand aus 8 ♂♂ und 6 ♀♀ resp. 5 ♂♂ und 3 ♀♀; alle diese Tiere waren normal. Das dritte ♀: 8M4 hatte acht Söhne und fünf Töchter; unter den ersteren befanden sich zwei abnorme Exemplare: eines mit einem verdoppelten Ventraldorn des rechten sechsten Fußes (8M4B ♂) und eines mit einer überzähligen Borste am linken fünften Fuß (8M4C ♂, Fig. 32a und b). Diese Borste ist insofern bemerkenswert, als sie bei der Larve hammerförmige Gestalt besaß. Beim Geschlechtstier stellte sie sich als wohlgestaltete typische überzählige Borste dar. Über das zeitliche Auftreten der beiden durch Mißbildungen ausgezeichneten Tiere ist aus meinen Notizen nichts ersichtlich.

Dieselben erfordern deshalb besonderes Interesse, weil ihre beiden Elterntiere phänotypisch normal waren. Von den Großeltern (8C ♂ und 8M ♀), welche infolge der in F<sub>1</sub> vorgenommenen Geschwisterpaarung nur durch zwei Individuen repräsentiert werden, war das ♀ normal, das ♂ zeigte eine Abnormität der Borste des Basalgliedes. Wollen wir diese Tatsachen vom mendelistischen Standpunkte aus deuten, so hätten wir (unter der Voraussetzung, daß alle Mißbildungen des fünften und sechsten Fußes durch ein und dasselbe Gen verursacht werden) anzunehmen, die Abnormität des fünften und sechsten Fußes sei ein rezessives Merkmal. 8C ♂ und 8M ♀ wären beide homozygot und zwar wäre das ♂ RR, das ♀ DD. Die genotypische Zusammensetzung der F<sub>1</sub>-Generation ist dann DR: phänotypisch sind die Tiere in der Mehrzahl normal; für diejenigen Exemplare, welche eine Ausnahme bilden, wäre ein Dominanzwechsel anzunehmen. Nach Paarung der phänotypisch normalen F<sub>1</sub>-Tiere (DR × DR) muß in der F<sub>2</sub>-Generation eine Auf-



spaltung erfolgen. In den beiden abnormen ♂♂ 8M4B und 8M4C hätte man RR-Tiere, in den normalen ♂♂ DR- und DD-Tiere zu erblicken.

Die hier vorgetragene, an sich schon etwas gezwungen erscheinende Auslegung läßt sich mit den aus anderen Paarungen erzielten Resultaten in keinen Einklang bringen. Wäre die Abnormität der rudimentären Füße ein rezessives Merkmal, so dürften bei der Paarung zweier abnormer Tiere nur abnorme Nachkommen entstehen. Wir sahen aber, daß aus der Paarung 8E2 ♂ × 8M2 ♀ nur normale Tiere und aus derjenigen von 8D5 ♂ × 8D6 ♀ mit Ausnahme zweier ♂ Individuen ebenfalls nur normale Tiere hervorgingen. Zur Deutung derartiger unregelmäßiger Vererbungserscheinungen wird von manchen Autoren der Begriff des „Dominanzwechsels“ herangezogen. Meines Erachtens ist aber — für den vorliegenden Fall wenigstens — durch diesen Terminus noch nichts erklärt, sondern nur die beobachtete Tatsache mit anderen Worten ausgedrückt.

12 Paarungen der F<sub>1</sub>-Generation ergaben also lebensfähige Nachkommen, wenn auch nicht alle in befriedigender Zahl. Es war eine erheblich größere Anzahl von Paarungen angesetzt worden, diese blieben jedoch unfruchtbar. Von 10 ♀♀ der P-Generation erzielte ich 399 Larven und 385 Larven, von 12 ♀♀ der F<sub>1</sub>-Generation dagegen nur noch 150 und 143 Individuen. Um zu verhüten, daß meine Kulturen vollends ausstarben, wurden unter den F<sub>2</sub>-Tieren über 60 Paarungen angesetzt. Jedoch nur zwei derselben führten zur Erzeugung lebender Nachkommen (Tabelle IV). 8D6C ♀, ein normales Tier, das mit einem normalen gepaart wurde, hatte 11 normale Söhne und 12 ebensolche Töchter. 8D6B ♀, ebenfalls normal, produzierte nach Paarung mit einem normalen ♂ einen normalen Sohn und zwei normale Töchter. Diese 12 normalen ♂♂ und 14 normalen ♀♀ stellen die gesamte F<sub>3</sub>-Generation dar, die ich erzielen konnte. Angesichts dieses Ergebnisses unterließ ich weitere Versuche, die Kulturen fortzuführen.

Ein Blick ist noch zu werfen auf die Kontrollzuchten. Dieselben stammen von den beiden normalen ♀♀ *viridis* 17 und 20 ab; diese Stämme wurden nur durch Geschwisterpaarung fortgepflanzt. In der P-Generation ergab sich das Geschlechtsverhältnis 75 ♂♂ : 51 ♀♀, in der F<sub>1</sub>-Generation 550 : 528 aus 7, in der F<sub>2</sub>-Generation 87 : 88 aus 9 Paarungen. Eine F<sub>3</sub>-Generation war nicht vertreten. Also auch hier die gleiche Erscheinung einer progressiven Unfruchtbarkeit, welche in diesem Falle eine F<sub>3</sub>-Generation überhaupt nicht aufkommen ließ.

Bei Betrachtung der gesamten Zahlen ergibt sich, daß das Geschlechtsverhältnis der von mir gezogenen Individuen von *Cyclops viridis* fast 1:1 beträgt. Ein unbedeutendes Plus an ♂♂, welches fast in jeder Geschwisterschaft vorhanden ist, verleiht den letzteren ein geringes zahlenmäßiges Übergewicht den ♀♀ gegenüber. Auf eine Erörterung der Frage, wie diese Erscheinung zustande kommt, muß ich hier verzichten; vielleicht ist die Sterblichkeit der ♀♀ während der Entwicklung ein wenig höher als die der ♂♂. Im übrigen verweise ich bezüglich der Faktoren, welche das Geschlechtsverhältnis zu beeinflussen imstande sind, auf Correns.

Außer den Individuen der Kontrollzuchten wurden etwa 500 Exemplare, teils ♂, teils ♀ Geschlechts, aus der Umgebung Halles auf die Beschaffenheit des fünften und sechsten Fußes untersucht. Alle Untersuchungen an Kontrolltieren wie an Wildfängen förderten nur normale Exemplare zutage; denn in dem bloßen Fehlen einer Borste wurde nicht schon eine Abnormität gesehen, wofern sich aus der Beschaffenheit der Ansatzstelle schließen ließ, daß sie nur mechanisch entfernt war. In einigen Fällen zeigten Borsten jene knotigen Verdickungen, deren gelegentliches Vorkommen in der Familie *viridis* 8 bereits beschrieben wurde. Ich fasse dieselben deshalb, weil sie überall einmal auftreten können, und nicht, wie die übrigen Abnormitäten, an eine bestimmte Familie gebunden sind, nur als „Modifikationen“ und nicht als durch eine abnorme genotypische Veranlagung hervorgerufen auf.

## VI. Deutung der Befunde.

Im vorigen Abschnitt wurde bereits darauf hingewiesen, daß eine Deutung meiner Befunde nach den Mendelschen Regeln nicht ohne weiteres zulässig erscheint. Innerhalb der von *viridis* 8 ♀ abstammenden Familie blieb die Prozentzahl abnormer Individuen gleichmäßig niedrig, einerlei, ob von den Elterntieren der in Betracht gezogenen Nachkommenschaft das eine Individuum normal und das andere abnorm, beide abnorm oder beide normal waren.

Blicken wir uns nach Formen um, bei denen ähnliche Vererbungserscheinungen zutage treten, so finden wir in der Botanik eine Anzahl Beispiele, in denen sich die Zahl der „Erben“ weder durch positive Selektion wesentlich erhöhen noch durch negative erheblich verringern läßt. Es sei an die „beständig umschlagenden Sippen“ („ever sporting varieties“) und an die Zwischenrassen von de Vries erinnert. Das Haupt-

merkmal aller Zwischenrassen ist, daß sie auch bei der Selbstbefruchtung nie völlig rein züchten, selbst nicht bei Selektion durch viele Generationen; zu ihnen gehören viele Rassen, die durch das regelmäßige Auftreten von Monstrositäten ausgezeichnet sind. Sie werden in Halbrassen (= den Schwachrassen Plates) und Mittlrassen eingeteilt, je nachdem der Prozentsatz der Erben nur gering oder beträchtlich ist. Die Zahl der letzteren kann innerhalb gewisser Grenzen schwanken; es läßt sich jedoch nie eine Halbrasse in eine Mittelrasse überführen und umgekehrt. Ebenso ist es unmöglich, experimentell eine Normalrasse in eine Zwischenrasse zu verwandeln.

Strittig erscheint es, welches die Ursachen der Schwankungen in der Zahl der Erben sind, ob innere oder äußere. de Vries ist der Ansicht, je kräftiger die betreffende Rasse genährt werde, desto mehr sei sie zur Ausbildung von Anomalien geneigt. Es muß jedoch von vornherein genotypisch die Anlage zu einer Monstrosität in der betreffenden Rasse darin stecken; denn auch die günstigsten Lebensbedingungen können nicht etwas hervorbringen, das nicht bereits in der Anlage vorhanden ist. Die üppige Ernährung wirkt auf das Auftreten der Mißbildung nicht als verursachender, sondern als auslösender Faktor (Goebel). Andere Autoren bezeugen de Vries gegenüber, daß eine schlechte Lebenslage bei Zwischenrassen die Zahl der Abnormitäten erhöhe (Vöchting u. a.). Es scheint, als ob in diesem Punkte artliche Verschiedenheiten bestehen. Klebs spricht sich dahin aus, daß die Variabilität weniger von günstigen und ungünstigen als von gleichmäßigen und ungleichmäßigen Bedingungen abhängt. Lehmann zeigt, daß die Zahl der vererbten Anomalien nicht einfach der Ausdruck einer stärkeren oder schwächeren Ernährung ist, sondern daß auch innere Faktoren entscheidend mitspielen. (Sehr übersichtlich hat Lehmann das Für und Wider dieser Fragen zusammengestellt.)

Bemerkenswert erscheint mir die Periodizität, welcher die Pflanzen während ihres individuellen Lebens bezüglich der Ausbildung von Anomalien (z. B. an den Blättern, Blüten usw.) unterworfen sind. Als ein Fall unter vielen sei der von Heinricher mitgeteilte herausgegriffen. Er fand mehrere Exemplare einer *Iris*, bei welchen eine Anzahl Blüten die für die theoretischen Ahnen der Irideen geforderte Form aufwies. Durch Selektion ließ sich dieser Atavismus bei den Nachkommen nicht fixieren. Während der Blüteperiode konnte ein Anschwellen und Nachlassen der Prozentzahl atavistischer Blüten bei jeder einzelnen Pflanze festgestellt werden: anfangs erschien der Atavismus



nur angedeutet, normale Blüten waren reichlich vorhanden; in der Mitte der Blütezeit überwog die Zahl atavistischer Blüten; gegen Ende derselben traten die letzteren wieder in den Hintergrund. Heinricher erklärt diese Periodizität damit, daß die atavistischen Blüten zu ihrer Ausbildung mehr Nahrung brauchen als normale, da sie durch einen inneren Staubblattkreis und unter Umständen durch Bartbildung ausgezeichnet sind. Im Frühjahr und Herbst arbeitet die Pflanze in Bezug auf ihren Stoffwechsel träger als im Sommer, weshalb die Plusvariationen der Blüten hauptsächlich nur im letzteren ausgebildet würden. Eine ähnliche Deutungsweise liegt für eine ganze Reihe periodisch auftretender Anomalien bei Pflanzen vor (de Vries); Lehmann allerdings macht auf Grund seiner Befunde für diese Periodizität kompliziertere Ursachen als nur die während der Entwicklung des Individuums sich vollziehenden Veränderungen der Ernährungsverhältnisse verantwortlich.

Bei der Mehrzahl der Zoologen hat der Begriff der Zwischenrasse bisher keinen rechten Anklang gefunden. Als typisches Beispiel einer Mittelrasse erscheinen mir die von Kuttner beschriebenen *Daphnia*-Klone, bei welchen ein Teil der Individuen normal ist, während der andere neben sonstigen Defekten eine abnorme Beborstung der Ruderantennen aufweist. Die Abnormität variiert individuell und — insbesondere bei Regeneration — intraindividuell. Kuttner erklärt die Anomalien nicht durch starre Gene. Die Verfasserin nimmt vielmehr an, daß in den betreffenden Stämmen eine erbliche Störung der „Reaktionsnorm“ (Woltereck) vorliegt. Diese letztere wäre in der Weise abgeändert, daß die Organanlagen schon auf geringe Reize durch qualitative und quantitative Abweichungen in ihrer Ausbildung antworten. Irgendwo in der Aszendenz der betreffenden Tiere muß also meines Erachtens eine mutative Abänderung des zuständigen Gens aufgetreten sein. Diese Mutation tut sich darin kund, daß die betreffenden Organe bald in dieser, bald in jener Ausgestaltung erscheinen, was darauf zurückzuführen ist, daß ihre Anlagen während der „sensiblen Periode“ gegenüber inneren und äußeren Einflüssen weniger widerstandsfähig sind als bei normalen Tieren.

Wie Mutationen entstehen, wissen wir nicht; sie sind plötzlich da. (Ich lasse im folgenden die Rassen und Arten von *Oenothera* außer Betrachtung; Renner erklärt ihr Auftreten nicht durch „Mutation“, sondern durch „Kombination“ im Sinne von Baur). Eine Anzahl von Autoren bezeugt das spontane Auftreten von Mutationen in gut kontrollierten Zuchten, so Woltereck in solchen von *Daphnia*. Meist äußert

sich eine Mutation durch eine festumrissene neue Eigenschaft, sie kann sich aber nach meiner Auffassung auch darstellen als ein erbliches „Labilersein der Reaktionsnorm“. Tiere (oder Pflanzen), welche durch eine derartige Labilität einer Anlage ausgezeichnet sind, reagieren auf geringe Schwankungen der inneren und äußeren Einflüsse durch ganz verschiedenartige Ausbildung bestimmter Organe. Bleiben solche abändernden Einflüsse während der sensiblen Periode aus, so vermögen sich die Individuen normal zu entwickeln.

Vom Boden dieser Annahme aus lassen sich meine Befunde an *Cyclops viridis* am ungezwungensten erklären. Irgendwann unter den Vorfahren von *viridis* 8 ♀ muß eine derartige mutative Abänderung desjenigen Gens erfolgt sein, welches der normalen Ausbildung des fünften und sechsten Fußes vorsteht. Es liegt kein Grund vor, anzunehmen, daß die Mutation durch die Gefangensetzung hervorgerufen sei und daß bei den drei abnormen ♂♂ 8A, 8B und 8C die neue Eigenschaft zum ersten Male manifest wurde. Denn im selben Tümpel wie *viridis* 8 ♀ fand sich jene Larve 21, welche mit der gleichen überzähligen Borste ausgestattet war, wie sie einzelne Nachkommen jenes ♀ zeigen. Aus diesem Grunde nehme ich eine Verwandtschaft zwischen *viridis* 8 ♀ und Larve 21 an.

Alle Abnormitäten in der Familie 8 führe ich also auf das mutativ bei einem einzigen Vorfahren entstandene Labilersein der Reaktionsweise zurück. Tiere, welche das mutierte Gen nicht ererben, bilden normale rudimentäre Füße aus; Tiere, die dasselbe erhalten, können Träger einer Abnormität werden, müssen es aber nicht. Entscheidend ist, welche Reize während der sensiblen Periode zur Einwirkung gelangen, und zwar vermute ich, daß es hauptsächlich innere Vorgänge sind, die neben der Anwesenheit des mutierten Gens für die Ausbildung einer Abnormität den Ausschlag geben. Auf Grund der erblichen labileren Reaktionsweise springen in der Familie 8 die verschiedensten Abnormitäten heraus: Plus- und Minusvariationen und sonstige Aberrationen. Ein Teil der Plusvariationen wurde als Doppelbildungen aufgefaßt, ein anderer konnte dagegen als Atavismus gedeutet werden; denn die Phylogenese der Copepoden ist zweifellos durch eine fortschreitende Reduktion der rudimentären Fußpaare charakterisiert.

Die Minusvariationen können in der Reduktion einer einzelnen Borste oder eines ganzen Fußes bestehen. In einem der abnorm rudimentierten Füße sah ich eine die zukünftige Stammesgeschichte bis zum gewissen Grade vorwegnehmende Bildung. Dies geschah auf Grund

seiner Ähnlichkeit mit dem Fuße zweier Arten (*bicolor* und *varicans*), bei welchen die Reduktion weiter fortgeschritten ist als bei *Cyclops viridis*. Auch atavistische Variationen erweisen sich zuweilen als abnormes Übergreifen in den Merkmalskomplex anderer Arten (überzählige Borste und behaarter Innenranddorn). Solche Vorkommnisse sind zu erklären auf Grund der Pluripotenz; die latent in den Arten steckenden Potenzen treten plötzlich in die Erscheinung, wenn die Reaktionsweise des Individuums eine labilere geworden ist. So stellt Haecker an Hand einiger Transversionen, die er bei Radiolarien beobachtete, fest, daß durch Erschütterung der Konstitution die Skeletttypen dreier Gruppen bei einem Individuum zur Ausbildung gelangen können.

Wir sahen oben, daß mit mendelistischer Deutung bei meinen Befunden nicht weiterzukommen ist. Selbstverständlich nehme ich an, daß normale und abnorme Gene sich nach dem gewöhnlichen Schema vererben. Doch da die genotypisch abnormen Individuen größtenteils phänotypisch normal und damit von den genotypisch normalen nicht zu unterscheiden sind, so muß der Versuch ergebnislos bleiben, die genotypische Beschaffenheit der einzelnen Individuen aus ihrer Nachkommenschaft zu erschließen. Phänotypisch abnorme Individuen können sowohl aus einer Paarung zwischen Individuen, die mit einem abnormen Fuße ausgestattet sind, wie aus einer solchen zwischen phänotypisch normalen Tieren hervorgehen, wofern nur (wie in der Familie *viridis* 8) die Abnormität genotypisch vorliegt.

Die Nachkommenschaft von *viridis* 8 ♀ ist also eine Zwischenrasse im Sinne von de Vries; das charakteristische Merkmal ist im vorliegenden Falle die labilere Reaktionsweise der Anlage des fünften und sechsten Fußes. Treten bei *Cyclops* in zwei aufeinander folgenden Generationen Mißbildungen auf, so zeigt sich bezüglich der erblichen Übertragung dieser Anomalien das gleiche wie bei Hühnern. Bei diesen Tieren wird nach Barfurth die Mißbildung im allgemeinen, nicht die besondere Variante derselben von den Eltern auf die Nachkommen übertragen. Man kann also von einer fakultativ-identischen Vererbung sprechen: wenn überhaupt die Eltern und Kinder bezüglich ihrer fünften und sechsten Fußpaare abnorm sind, ist darin kein reiner Zufall zu erblicken. Wohl aber ist das Walten eines solchen dann festzustellen, wenn etwa die Abnormität bei Vater und Sohn in gleicher Richtung gelegen ist.

Die verschiedenartigen Abnormitäten innerhalb der Familie 8 sind Modifikationen, welche auf Grund der veränderten Beschaffenheit des



Gens für den fünften und sechsten Fuß hervorgerufen werden können. Ein „normales Gen“ (wie ich mich kurz ausdrücken will) vermag immer nur die Bildung normaler Extremitäten zu veranlassen; ein Gen dagegen, welches die Anlage zu einer labileren Reaktionsweise darstellt, kann zwei verschiedene Phänotypen, entweder einen abnormen oder einen normalen, bedingen. Der abnorme Phänotypus umfaßt zahlreiche, von Individuum zu Individuum variierende Modifikationen; der normale ist dagegen nur geringen individuellen Schwankungen unterworfen.

Die wechselnden Einflüsse, welche stets von außen und von innen her auf den Entwicklungsgang des Individuums einwirken, ohne dabei ein normal veranlagtes Tier von seiner Bahn abdrängen zu können, finden bei erhöhter Labilität der Reaktionsweise Gelegenheit, die mannigfaltigsten Variationen hervorzurufen. Bereits die geringfügigen Differenzen, welche zwischen rechter und linker Körperseite bestehen, genügen, um auf der einen Seite eine Abnormität entstehen zu lassen, während eine solche auf der anderen Seite ausbleibt. Bald befindet sich die Abnormität rechts, bald links, und bei manchen genotypisch abnormen Tieren gelangt eine solche überhaupt nicht zur Ausbildung. Hemmungen besonderer Art, welche der Entstehung von Mißbildungen entgegenwirken, scheinen bei den ♀♀ vorzuliegen, da bei ihnen nur in wenigen Fällen eine überzählige Borste, dagegen nie ein abnormer Innenranddorn oder eine sonstige Variation des fünften Fußes in die Erscheinung tritt.

Einen Fingerzeig, daß es zum Teil sicherlich innere Kräfte sind, die darüber entscheiden, ob eine Abnormität ausgebildet wird, gibt uns die Tatsache, daß die mit überzähligen Borsten ausgestatteten Individuen sich immer unter den sich am raschesten entwickelnden Tieren einer Zucht befinden. Unverkennbar ist also die Bildung überzähliger Borsten abhängig von konstitutionellen oder konditionellen Faktoren, die dem Individuum eine rasche Erledigung seines Entwicklungsganges ermöglichen. Ein solcher Zusammenhang besteht nicht für alle Abnormitäten, wie daraus hervorgeht, daß abnorme Innenranddorne und sonstige Variationen sich nicht auf diejenigen Individuen beschränken, die sich durch bestimmte Geschwindigkeit des Entwicklungsverlaufes auszeichnen. Speziell waren behaarte Innenranddorne, also Plusvariationen, auch bei den am langsamsten sich entwickelnden Individuen vorhanden, mithin ist nicht das Auftreten einer jeden Plusvariation an rasche ontogenetische Entwicklung gebunden, sondern nur das einer überzähligen Borste.

Den äußeren Ernährungsverhältnissen kann ich keinen bestimmenden Einfluß auf die Entstehung der Abnormitäten zuschreiben, denn da bei meinen Versuchen ein großer Teil der Geschwister im gleichen Gefäß sich frei bewegte, so stand ihnen allen dieselbe Nahrung zur Verfügung.

Wie Lehmann für *Veronica*, nehme ich für *Cyclops* an, daß hauptsächlich autonome innere Vorgänge die Entscheidung herbeiführen, bei welchen Individuen die Anlage einer Anomalie manifest werden soll. Betont sei jedoch nochmals, daß nur, wenn die Potenz zu einer Abnormität in einem Stamme bereits darin steckt, sich eine solche in demselben wecken läßt (Woltereck). Eine genotypisch völlig normale Rasse kann nie ohne weiteres die gleiche Abnormität wie eine Zwischenrasse produzieren, es sei denn, daß sie durch Mutation in eine entsprechende Zwischenrasse umgewandelt wird. Dadurch, daß Faktoren verschiedener Art (und möglicherweise sogar von mir nicht erkannte äußere Faktoren) beim Manifestwerden einer Abnormität des fünften und sechsten Fußes zusammenspielen, wird dieses Merkmal zu einem komplex verursachten im Haeckerschen Sinne.

Suchen wir auf zoologischem Gebiet nach weiteren Beispielen einer Vererbungsweise, wie sie für pflanzliche Zwischenrassen beschrieben wird, so ist festzustellen, daß eine Anzahl der von Woltereck gezüchteten *Daphnia*-Rassen infolge einer Reaktionsweise mit „umschlagendem“ Erfolg sich als solche Zwischenrassen dokumentieren. Wichtig erscheint es mir, bei zukünftigen Untersuchungen auf das zeitliche Auftreten der abnormen Exemplare innerhalb der einzelnen Geschwisterschaften zu achten. Allerdings entwickeln sich nicht überall die Individuen eines Eisatzes wie bei meinen *Cyclops*-Kulturen verschieden rasch. Fräulein Dr. Kuttner war so liebenswürdig, mir brieflich mitzuteilen, daß bei ihren *Daphnia*-Versuchen von einem gruppenweisen Auftreten der Mißbildungen nichts beobachtet werden konnte, da sich die Tiere eines Wurfes, wenn sie unter den gleichen Bedingungen gehalten werden, in bezug auf Entwicklungs- und Fortpflanzungsgeschwindigkeit außerordentlich gleichförmig verhalten.

Bedeutend erscheint mir eine Beobachtung von Goldschmidt. Dieser fand bei *Lymantria*, daß in Kreuzungen, die ausschließlich ♂♂ liefern, gelegentlich ein einzelnes ♀ auftrat, das stets als letztes Tier ausschlüpfte. Hier liegt also eine Angabe über das zeitliche Erscheinen einer Abnormität vor (das Auftreten eines ♀ in einer Zucht, die nach der Berechnung nur ♂♂ liefern sollte, ist meines Erachtens als eine Abnormität im weiteren Sinne aufzufassen). Goldschmidt erklärt seine

Beobachtung durch „non-disjunction“, d. h. durch fehlerhafte Kombination der Heterochromosomen, indem bei der Reduktionsteilung der Samenzellen beide Geschlechtschromosomen abnormerweise nach dem einen Pol wandern. Ich möchte darauf hinweisen, daß zwischen diesem Fehler im Teilungsmechanismus und dem späten Ausschlüpfen des Tieres zweifellos ein Zusammenhang besteht, indem beide Vorkommnisse auf eine (wie man aus dem Schlüpfungstermin vielleicht schließen darf) schwächere Konstitution des Individuums hindeuten. Die Goldschmidtsche Beobachtung würde ein Gegenstück darin finden, daß sich bei meinen *Cyclops*-Versuchen die mit überzähliger Borste ausgestatteten Exemplare immer unter den sich am raschesten entwickelnden Tieren einstellten. Es wäre interessant, zu erfahren, wie sich die anderen von Goldschmidt beschriebenen abnormen Individuen, welche sich als Zwitter von verschiedenem Ausbildungsgrad erwiesen, zeitlich unter die ausschlüpfenden Schmetterlinge verteilen. Vielleicht würden uns auf diesen Punkt gerichtete Beobachtungen einer Klärung der sehr komplizierten Verhältnisse näher bringen, welche bei der Geschlechtsvererbung von *Lymantria* obwalten.

Morgan und seine Mitarbeiter haben bei *Drosophila* die Unregelmäßigkeiten, welche sich bezüglich der Vererbungsweise der verschiedenen Rassencharaktere zeigen, in weitgehendem Maße zu analysieren versucht. (Ich stütze mich im wesentlichen auf das ausführliche Referat von Nachtsheim, da mir ein großer Teil der Originalarbeiten nicht zur Verfügung stand.) Die vom Arttypus abweichenden Charaktere der von genannten Forschern gezüchteten Rassen sollen sich auf Mutationen gründen; die letzteren können nach diesen Autoren mehrfach in gleichem Sinne erfolgen. (Siehe hierzu die Begriffsscheidungen, zu welchen Prell bei Erörterung der Entstehungsursachen von Mutationen kommt.) Das neue Merkmal kann sich durch Rückmutation wieder verlieren (vergl. die Bedenken, welche Jollos über Rückmutationen bei Bakterien äußert). Zur Erklärung der komplizierten Vererbungserscheinungen ist fernerhin Polymerie, doppelter und dreifacher Faktorenaustausch (crossing-over) sowie unvollständige Dominanz angenommen. Äußeren Faktoren (wie Wassergehalt der Nahrung, Temperatur usw.) wird bei einer Anzahl Eigenschaften die Entscheidung darüber zugeschrieben, ob oder in welchem Ausbildungsgrade dieselben erscheinen sollen. Über das zeitliche Auftreten alternativer Eigenschaften in den einzelnen Geschwisterschaften habe ich keine Angaben gefunden. Ich hege jedoch die Vermutung, daß in vielen Fällen, zu deren Erklärung Morgan und seine Schüler



besondere Hilfshypothesen wie Faktorenaustausch heranziehen, sich die alternativen, scheinbar durch je ein besonderes Gen bedingten Eigenschaften als Phänotypen ein und desselben Gens herausstellen werden, wenn erst einmal die Verteilung der in Frage kommenden Eigenschaften auf die rascher und langsamer sich entwickelnden Individuen einer Geschwisterschaft festgestellt ist. (Dies wird zunächst natürlich nur dort möglich sein, wo eine größere Zahl gleichzeitig geborener Nachkommen in Frage kommt.)

Die Erscheinung der unvollständigen Dominanz — bis jetzt ein Begriff, unter dem eine Menge der verschiedenartigsten Vorkommnisse vereinigt werden — scheint mir ein Punkt, an welchem weitere Forschungen einzusetzen haben. Ich hoffe, daß es mir trotz der heutzutage herrschenden Schwierigkeiten gelingen wird, diesbezügliche Untersuchungen an einer Tierart aufzunehmen, welche hierfür besonders geeignet sein dürfte. Zunächst wäre festzustellen, in welcher Weise sich die auftretenden Anomalien zeitlich auf die Nachkommen verteilen. Dann soll die Frage ins Auge gefaßt werden, wieweit äußere Umstände das Zahlenverhältnis verschieben können. Als dritte und schwierigste wäre die Frage zu lösen, welches die tiefer liegenden Ursachen für Vorgänge der angedeuteten Art sind.

## VII. Zusammenfassung.

Der Begriff der Zwischenrasse, welcher in der botanischen Literatur eine große Rolle spielt, hat bisher bei den Zoologen wenig Anklang gefunden. Charakteristisch für eine solche Zwischenrasse ist, daß sie auch bei Selbstbefruchtung nie völlig rein züchtet, selbst nicht bei Selektion durch viele Generationen. Eine Zwischenrasse — und zwar eine Halbrasse (de Vries) oder eine Schwachrasse (Plate) — stellt die von mir gezüchtete Nachkommenschaft eines *Cyclops viridis* ♀ dar (welches als *viridis* 8 bezeichnet wurde). Das Merkmal dieser Rasse ist, daß die Anlage des rudimentären fünften und sechsten Fußpaares eine labilere Reaktionsweise besitzt, als sie bei normalen Stämmen vorliegt.

3 ♂ Individuen waren es, welche unter den Nachkommen des ♀ *viridis* 8 bezüglich des einen ihrer fünften Füße Abweichungen vom Arttypus aufwiesen. Diese Abnormitäten waren bei den 3 ♂♂ nicht von der gleichen, sondern bei einem jeden von besonderer Natur (Fig. 24—26, vergl. hierzu Fig. 1, welche einen typischen linken fünften Fuß von *Cyclops viridis* darstellt). Mittels Geschwister- und Verwandtenpaarung

wurde die Nachkommenschaft des ♂ *viridis* 8 durch drei Generationen gehalten. Diese Zuchten ergaben insgesamt 579 ♂♂ und 539 ♀♀. Eine vierte Generation war durch 26 Individuen vertreten. Es zeigte sich bei allen diesen Versuchen, wie bei den Kontrollzuchten, eine von Generation zu Generation zunehmende Unfruchtbarkeit, welche sich vermutlich infolge des Gefangenlebens einstellte und die eine Weiterführung der Zuchten durch eine größere Anzahl von Generationen verhinderte.

Bei dem einen der drei abnormen ♂♂ (8A ♂, Fig. 24) ist das Endglied des rechten fünften Fußes stark verkümmert, die apikale Borste wird durch ein kleines Häkchen repräsentiert, ein Innenranddorn ist nicht vorhanden. Bei 8B ♂ (Fig. 25) trägt der linke fünfte Fuß am Außenrande des Endgliedes eine überzählige Borste. Bei 8C ♂ (Fig. 26) ist die Borste des linken Basalgliedes in eigentümlicher Weise mißbildet. 8A ♂ und 8C ♂ wurde mit je 3, 8B ♂ mit 4 der normalen, aus der gleichen Geschwisterschaft stammenden ♀♀ gepaart.

Die F<sub>1</sub>- und die F<sub>2</sub>-Generation wiesen eine Anzahl Individuen auf, die im Bau ihres fünften resp. sechsten Fußpaares Abweichungen vom Normalen zeigten. Die Abnormität des fünften Fußes besteht bei den meisten der betroffenen Individuen in der Anwesenheit einer überzähligen Borste oder eines abnorm gebildeten Innenranddornes am Endgliede. Die überzählige Borste ist einer großen individuellen Variabilität unterworfen (Fig. 27—37). Sie kann lang und glatt oder breit und gezähnt sein. Bei einigen Tieren erscheint sie in ganz rudimentärer Ausbildung, indem sie selbst fehlt und nur die Vorbuchtung des Außenrandes, auf welcher eine überzählige Borste zu entspringen pflegt, vorhanden ist (Fig. 28—30).

Zwischen den angeführten Extremen finden sich alle Übergänge (Fig. 35, 36). In einem Falle lag eine Verdoppelung der überzähligen Borste vor (Fig. 37). Überzählige Borsten trugen 15 ♂♂ und 4 ♀♀; die Abnormität erschien entweder rechts oder links, nie rechts und links gleichzeitig. Sie fand sich bei keinem Exemplar der Kontrollzuchten und nur bei einem einzigen ♂ Individuum aus der freien Natur (Larve 21, Fig. 27). Da die letztere von dem gleichen Fundort wie 8 ♀ stammt, so vermute ich einen verwandtschaftlichen Zusammenhang zwischen diesen beiden Tieren.

Zur Entscheidung der Frage, welcher Innenranddorn bei den Nachkommen von *viridis* 8 ♀ „noch normal“ und welcher „schon abnorm“ sei, wurde an den Tieren meiner Kontrollzuchten und an etwa 500 Wildfängen aus der Umgegend Halles die normale Variationsbreite des

fünften Fußes von *Cyclops viridis* festgestellt (Fig. 4—16a). Dabei zeigte sich ein geringfügiger Geschlechtsdimorphismus insofern, als die Variationsbreite des ♂ eine etwas größere ist als die des ♀. Beim ♂ kann der Innenranddorn eine schwache kolbige Verdickung aufweisen (Fig. 13), welche ich beim ♀ nie bemerkte. Unter den Nachkommen des ♀ *viridis* 8 trat ein abnormer Innenranddorn in keinem Falle bei den ♀♀, sondern immer nur bei ♂ Exemplaren auf. Die Abnormität besteht entweder in einer außergewöhnlichen Verdickung (Fig. 16b, 22, 23), in einer Verkrümmung (Fig. 21) oder in einer feinen Behaarung des Innenranddorns (Fig. 17—19). Die Anomalien dieses Dornes traten meist nur an einer Körperseite, in wenigen Fällen dagegen auch rechts und links auf.

Eine weitere Mißbildung des fünften Fußes ist die Verdoppelung der Apikalborste bei 8E2 ♂ (welche bei dem betreffenden Tier mit einer Verachtfachung der Mittelborste des auf der gleichen Seite gelegenen sechsten Fußes einhergeht; Fig. 31). Bei einigen ♂ Individuen sind Hemmungsbildungen des fünften Fußes festzustellen: so ist bei einem Exemplar (8M10 ♂) das Endglied der beiden Füße abnorm verschmälert (Fig. 20). Bei einem ♂ ist der rechte fünfte Fuß einer weitgehenden Rückbildung anheimgefallen (8E14 ♂, Fig. 38), während der linke völlig normal ist. Bei einem anderen ♂ ist der linke fünfte Fuß gänzlich verschwunden, der rechte stark rudimentiert (8M3A ♂, Fig. 39). Bei 8L4 ♂ ist die Borste des linken Basalgliedes verkümmert ausgebildet (Fig. 40).

Verbildungen des sechsten Fußes stellen sich beim ♂ dar als verkümmerte oder fehlende Mittelborste und verdoppelter ventraler Dorn (Fig. 43), in einem Falle (welcher bereits erwähnt wurde) als Verachtfachung der Mittelborste (Fig. 31). Sichere Fälle von abnormen sechsten Füßen bei ♀♀ wurden nicht beobachtet. (Betreffs des normalen Baus des ♂ und ♀ sechsten Fußes vergl. Fig. 2, 3, 42, 47.) An anderen Körperteilen als am fünften und sechsten Fußpaare konnten Abnormitäten in der Familie *viridis* 8 nicht beobachtet werden.

Es wurden also nur 4 ♀♀ konstatiert, welche eine Mißbildung des fünften Fußes (und zwar jedes eine überzählige Borste) besaßen. Alle anderen besprochenen Anomalien blieben auf ♂ Tiere beschränkt. Zur Erklärung hierfür nahm ich an, daß in den ♀ Exemplaren ein besonderer, im übrigen völlig unbekannter Hemmungsfaktor wirksam sei, welcher die Ausbildung einer Abnormität meist unterdrückt.



Das Auftreten einer überzähligen Borste und eines behaarten Innenranddorns wurde als Atavismus aufgefaßt, da die Cyclopiden zweifellos von Formen mit stärker ausgebildeten fünften Füßen abstammen, als sie die jetzt lebenden Formen besitzen. Die Ausbildung der überzähligen Borste erwies sich als ein „Überschlag“ in das Artbild von *Limnoithona sinensis*, diejenige eines behaarten Innenranddornes in das von *Cyclops strenuus*, *capillatus* u. a. Als ein Individuum, welches die zukünftige Stammesgeschichte von *Cyclops viridis* bis zu einem gewissen Grade vorwegnimmt, wurde jenes ♂ aufgefaßt, dessen rechter Fuß nur aus einem kurzen Stummel und einer lateral davon entspringenden Borste besteht (Fig. 39). Dies geschah auf Grund der Ähnlichkeit mit dem fünften Fuße zweier Arten (*bicolor*, *varicans*, Fig. 55), bei denen die Reduktion bereits weiter vorgeschritten ist als bei *viridis*.

Vererbt wurde in der Familie *viridis* 8 nicht ein bestimmter Mißbildungstypus, sondern nur die Fähigkeit, allerlei Abnormitäten des fünften und sechsten Fußes zu produzieren. Die Art und Weise, in welcher sich diese Potenz vererbte, läßt eine mendelistische Deutung nicht zu; die Prozentzahl der „Erben“ ist in allen Fällen eine viel zu geringe. Ich nehme an, daß in der von mir gezüchteten Zwischenrasse (als solche ist die Familie *viridis* 8 zu deuten) die Reaktionsweise der Anlage des fünften und sechsten Fußes labiler sei als bei normalen Stämmen und daß diese erhöhte Labilität sich von einer Generation auf die andere erblich überträgt. Zu vermuten steht, daß dieses Labilersein mutativ irgendwann in der Vorfahrenreihe des ♀ *viridis* 8 entstanden ist. Auf Grund dieser besonderen Reaktionsweise können die verschiedensten Abnormitäten des fünften und sechsten Fußes bald auf der einen, bald auf der anderen Körperseite und bald auf beiden entstehen, je nachdem während einer sensiblen Periode die entsprechenden adäquaten Reize in Wirksamkeit treten. Bleiben letztere aus, so wird das Vorhandensein der labileren Reaktionsweise bei den betreffenden Tieren nicht phänotypisch manifest. Mit Hilfe dieser Annahmen läßt es sich erklären, daß Eltern, welche beide mit einer Abnormität behaftet sind, einen hohen Prozentsatz normaler Kinder besitzen und daß phänotypisch normale Eltern unter Umständen abnormen Kindern das Leben schenken.

Einer besonderen Hervorhebung bedarf der Umstand, daß Träger einer überzähligen Borste des fünften Fußes sich nur unter den sich am raschesten entwickelnden Individuen eines Geleges voranden. Trotzdem in vielen Fällen Geschwister, die verschiedenen Eizellen angehörten, in einem Zuchtglase vereinigt wurden, trat diese Erscheinung mit

wünschenswerter Deutlichkeit hervor. Im Gegensatz zu der überzähligen Borste zeigten sich die übrigen Abnormitäten des fünften und sechsten Fußes (und zwar sowohl Plus- als auch Minusvariationen) nicht an eine besondere Geschwindigkeit des Entwicklungsverlaufes gebunden. Welche Faktoren es sind, die eine Entscheidung darüber herbeiführen, ob eine Abnormität ausgebildet wird oder nicht, konnte ich nicht ermitteln. Offenbar ist das Auftreten einer überzähligen Borste am fünften Fuß abhängig von den gleichen konstitutionellen oder konditionellen Bedingungen, welche dem Individuum eine rasche Erledigung seiner Entwicklung ermöglichen. Auf botanischem Gebiete findet diese Erscheinung ein Gegenstück darin, daß bei manchen Zwischenrassen das Auftreten von Abnormitäten der Blätter und Blüten während des individuellen Lebens der Pflanze einer Periodizität unterworfen ist.

Ich halte es für wünschenswert, daß künftig bei allen denjenigen Vererbungserscheinungen, die kein klares, nach den Mendelschen Regeln zu deutendes Zahlenmaterial ergeben, Untersuchungen daraufhin angestellt werden, ob ein Zusammenhang zwischen Kondition und Konstitution einerseits und dem Auftreten einer Anomalie anderseits besteht. Dieser neue Gesichtspunkt kann uns vielleicht dem Verständnis der Vererbungsweise mancher Anomalien näher bringen.

### Literatur.

- Abel, O., Atavismus. Verhandl. d. zool.-bot. Ges. Wien, 1914.
- Alverdes, F., Die gleichgerichtete stammesgeschichtliche Entwicklung der Vögel und Säugetiere. Biol. Zentralbl. Bd. 39, 1919.
- Über das Manifestwerden der ererbten Anlage einer Abnormität. Biol. Zentralbl. Bd. 40, 1920.
- Baur, E., Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 2. Aufl. Berlin, 1914.
- Barfurth, D., Experimentelle Untersuchung über die Vererbung der Hyperdaktylie bei Hühnern. V. Arch. Entw.-Mech. Bd. 40, 1914.
- Boas, J., Zur Beurteilung der Polydaktylie des Pferdes. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 40, 1917.
- Bonnevie, K., Polydaktyli i norske bygdeslegter. Norsk Mag. f. Lægev. 1919.
- Braun, H., Die spezifischen Chromosomenzahlen der einheimischen Arten der Gattung *Cyclops*. Arch. Zellf. Bd. 3, 1909.
- Burckhardt, G., Wissenschaftliche Ergebnisse einer Reise um die Erde von C. Schröter und M. Pernod. III. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 34, 1913.
- Claus, C., Die frei lebenden Copepoden. Leipzig, 1863.
- Neue Beobachtungen über die Organisation und Entwicklung von *Cyclops*. Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. 10, 1893.

- Correns, C., Die Absterbeordnung der beiden Geschlechter einer getrenntgeschlechtigen Doldenpflanze (*Trinia glauca*). Biol. Zentralbl. Bd. 39, 1919.
- Cramer, M., Beiträge zur Kenntnis der Polydaktylie und Syndaktylie des Menschen und der Haussäugetiere. Nova Acta Acad. Carol.-Leop. Vol. 93, 1910.
- Douwe, C. van, Zur Morphologie des rudimentären Copepodenfußes. Zool. Anz. Bd. 22, 1899.
- Fackenheim, J., Über einen Fall von hereditärer Polydaktylie mit gleichzeitig erblicher Zahnanomalie. Jen. Zeitschr. Bd. 22, 1888.
- Gegenbaur, C., Kritische Bemerkungen über Polydaktylie als Atavismus. Morph. Jahrb. Bd. 6, 1880.
- Giesbrecht, W., Crustacea in: Handbuch der Morphologie der Wirbellosen Tiere von A. Lang, Bd. 4. Jena 1913.
- Goebel, K., Organographie Bd. I—II. 1898.
- Goldschmidt, R., Vorläufige Mitteilung über weitere Versuche zur Vererbung und Bestimmung des Geschlechts. Biol. Zentralbl. Bd. 35, 1915.
- Gräter, A., Die Copepoden der Umgebung Basels. Revue suisse de Zool. Bd. 11, 1903.
- Haecker, V., Über das Schicksal der elterlichen und großelterlichen Kernanteile. Jen. Zeitschr. Bd. 37, 1902.
- Allgemeine Vererbungslehre. 2. Aufl. Braunschweig, 1912.
- Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse. Jena 1918.
- Hartmann, O., Über die temporale Variation bei Copepoden. Zeitschr. ind. Abst.-L. Bd. 18, 1917.
- Heinricher, E., *Iris pallida* Lam. *abavia*, das Ergebnis einer auf Grund atavistischer Merkmale vorgenommenen Züchtung und ihre Geschichte. Biol. Zentralbl. Bd. 16, 1896.
- Hilzheimer, M., Atavismus. Zeitschr. ind. Abst.-L. Bd. 3, 1910.
- Jollos, V., Variabilität und Vererbung bei Mikroorganismen. Zeitschr. ind. Abst.-L. Bd. 12, 1914.
- Klebs, G., Studien über Variation. Arch. Entw.-Mech. Bd. 24, 1907.
- Klitz, J., Versuche über das geringe Regenerationsvermögen der Cyclopiden. Arch. Entw.-Mech. Bd. 25, 1907.
- Kuttner, O., Über Vererbung und Regeneration angeborener Mißbildungen bei Cladoceren. Arch. Entw.-Mech. Bd. 36, 1913.
- Lehmann, E., Über Zwischenrassen in der *Veronica*-Gruppe *agrestis*. Zeitschr. ind. Abst.-L. Bd. 2, 1909.
- Nachtsheim, H., Die Analyse der Erbfaktoren bei *Drosophila* und deren zytologische Grundlage. (Referat.) Zeitschr. ind. Abst.-L. Bd. 20, 1919.
- Olofsson, O., Süßwasser-Entomotraken und -Rotatorien von der Murmanküste und aus dem nördlichsten Norwegen. Zool. Bidrag Uppsala Bd. 5, 1916.
- Plate, L., Vererbungslehre. Leipzig 1913.
- Prell, H., Die Vielgestaltigkeit des *Bacterium coli*. Zentralbl. f. Bakt. I. Bd. 79, 1917.
- Prentiss, C. W., Polydaktylism in man and the domestic animals. Bull. Mus. Comp. Zool. T. 40, 1902.
- Przibram, H., Intraindividuelle Variabilität der Carapaxdimensionen bei brachyuren Crustaceen. Arch. Entw.-Mech. Bd. 13, 1902.
- Experimentalzoologie, 2. Leipzig und Wien, 1909.



- Renner, O., Versuche über die gametische Konstitution der Önotheren. Zeitschr. ind. Abst.-L. Bd. 18, 1917.
- Roux, W., Terminologie der Entwicklungsmechanik der Tiere und Pflanzen. Leipzig, 1912.
- Sars, G. O., An account of the *Crustacea* of Norway. VI. Bergen, 1913.
- Schmeil, O., Deutschlands freilebende Süßwasser-Copepoden. Kassel, 1892.
- Schwalbe, E., Die Morphologie der Mißbildungen des Menschen und der Tiere. Teil I—III. Jena, 1906.
- Tornier, G., An Knoblauchskröten experimentell entstandene überzählige Hintergliedmassen. Arch. Entw.-Mech. Bd. 20, 1906.
- Vöchting, H., Über Blütenanomalien. Jahrb. wiss. Bot. Bd. 31, 1898.
- Vries, H. de, Die Mutationstheorie Bd. I—II. 1901.
- Woltereck, R., Beitrag zur Analyse der „Vererbung erworbener Eigenschaften“: Transmutation und Präinduktion bei *Daphnia*. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges. 1911.
- Variation und Artbildung. Bern, 1919.
- Zederbauer, E., Variationsrichtungen der Nadelhölzer. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-nat. Klasse 116, Abt. 1, 1907.
-

## Kleinere Mitteilungen.

### Notiz über Dominanzverhältnisse bei Fuchsienbastarden.

Von F. Frimmel.

(Eingegangen 30. März 1919.)

Im Jahre 1913 wurden von Dr. Th. Römer im Eisgruber Pflanzenzüchtungsinstitute eine größere Anzahl von Kreuzungen zwischen verschiedenen Fuchsienformen durchgeführt. Die Bastardpflanzen wurden in den darauffolgenden Jahren mit den Elternformen verglichen. Es ergab sich folgendes Verhalten verschiedener Merkmalspaare an einem Bastarde zwischen *Fuchsia Molesworth* aus dem Formenkreise der *F. hybrida hort.* und *F. corallina*, die der *F. coccinea Ait.* nahesteht.

Sparriger Wuchs	dominierte über	etwas hängende Äste
Rote Farbe der jungen Triebe und Blattstiele	" "	grüne Farbe der jungen Triebe und Blattstiele
Rote Farbe der Oberseite der Blattnerven	" "	grüne Farbe der Oberseite der Blattnerven
Grüne Farbe der Unterseite der Blattnerven	" "	rote Farbe der Unterseite der Blattnerven
Kurze Behaarung der jungen Triebe	" "	Fehlen der Behaarung der jungen Triebe
Violette Farbe der Corolle	" "	weiße Farbe der Corolle
Füllung der Blüte	" "	einfache Blüte
Fast gleiche Länge der Corolle und Kelchzipfel	" "	halb so lange Corolle als Kelchzipfel

Folgende Merkmalspaare erwiesen sich als intermediär:

Kelchröhre halb so lang als die Kelchzipfel — Kelchröhre fast so lang als die Kelchzipfel.

Kelchzipfel breit eiförmig — Kelchzipfel schmal lineal.

Blütenknospe ballonförmig, rund — Blütenknospe schmal, länglich.

Narbe vierkantig, länglich, zugespitzt — Narbe vierfurchig, allseits gleich breit.

Die direkte Zusammenstellung des Bastardes mit den Elternpflanzen ergibt folgende Tabelle:

Molesworth	F1 Molesworth $\times$ corallina	corallina
Wuchs sparrig	Wuchs sparrig	Äste etwas überhängend
Junge Triebe grün, etwas rot überlaufen	Junge Triebe rot	Junge Triebe rot
Junge Triebe kurz behaart	Junge Triebe kurz behaart	Junge Triebe kahl
Blattstiel grün, etwas rot überlaufen	Blattstiel rot	Blattstiel rot
Blattnerven oberseits grün	Blattnerven oben rot	Blattnerven oben rot
Blattnerven unten grün	Blattnerven unten grün	Blattnerven unten rot
Kelchröhre um wenig kürzer als die Kelchzipfel	Kelchröhre mehr als halb so lang als die Kelchzipfel	Kelchröhre halb so lang als die Kelchzipfel
Kelchzipfel breiteiförmig	Kelchzipfel länglich, lanzettlich, breiter als cor. schmaler als Molesworth	Kelchzipfel schmal, lineal
Corolle weiß	Corolle violett	Corolle violett
Corolle fast so lang wie die Kelchzipfel	Corolle fast so lang wie die Kelchzipfel	Corolle halb so lang als die Kelchzipfel
Blütenknospe ballonförmig, rund	Blütenknospe breiter als corallina, schmaler als Mol.	Knospe schmal, länglich
Blüte gefüllt	Blüte gefüllt	Blüte einfach
Narbe vierfurchig, allseits gleich breit	Narbe weder vierkantig noch vierfurchig, in der Form intermediär	Narbe vierkantig länglich, zugespitzt

Interessant ist die Vererbung der Farbe der Blattnerven. Es ergab sich die bemerkenswerte Tatsache, daß die rote Färbung der Blattnerven in F1 an der Oberseite des Blattes sich als dominant erwies, der Unterseite jedoch fehlte. Im Sinne der Faktorentheorie läßt sich dieses Verhalten vermutungsweise so ausdeuten, daß *F. corallina* mit ihren roten Blattnerven einen Faktor für Anthokyanbildung R besaß, dessen Fehlen bei *F. Molesworth* das Fehlen der roten Farbe, also das Hervortreten der normalen Chlorophyllfärbung veranlaßte. Dass weiter die Blattunterseite durch das alleinige Vorhandensein des Faktors R noch nicht rot gefärbt wird, vielmehr nur dann, wenn ihr ein Faktor C, der im grünen Blattnerven die Bildung des Rot verhindert, fehlt. So daß wir also in dem einen Elter *F. corallina* folgende Erbformel in bezug auf Blattnervenfärbung vermutungsweise annehmen können RRcc, im anderen rrCC (Molesworth), im Bastard RrCc. Wir müssen annehmen, daß der Unterschied zwischen Ober- und Unterseite darin besteht, daß die Oberseite schon durch das einfache Auftreten von R die Hemmung durch C überwindet, während bei der Unterseite RR dazu notwendig ist, oder mit anderen Worten, daß die Oberseite der Blattnerven



erblich die Fähigkeit hat, auf gewisse Einflüsse mit Anthokyanbildung leichter zu reagieren als die Unterseite, eine Annahme, der vom physiologischen Standpunkte aus nichts entgegensteht. Bedauerlicherweise hat der Krieg eine weitere Beobachtung des Falles verhindert, so daß nur die Beobachtungen an F1 vorliegen. Bezüglich des Vergleiches der Größenverhältnisse an Kelch und Corolle wurden mit Absicht nicht absolute Zahlen herangezogen, sondern das relative Verhalten verschiedener Organe betrachtet. Auf diese Weise dürfte eine Fehlerquelle, die in der individuellen Variabilität der einzelnen Organindividuen liegt, eingeschränkt sein. Zum Schlusse möchte ich noch bemerken, daß die angeführten Dominanzverhältnisse auch an anderen Kreuzungen und zwar sowohl an solchen, bei welchen der eine der beiden genannten Eltern beteiligt waren, als auch an solchen mit anderen Formen sich, soweit das gesammelte Beobachtungsmaterial reicht, im Einklange mit den Verhältnissen bei dem besprochenen Bastarde erwies.

Aus dem Fürst Liechtenstein Pflanzenzüchtungsinstitute zu Eisgrub.

Dr. Franz Frimmel.

## Sammelreferat.

### Sammelreferat, betreffend einige neuere Arbeiten über die Vererbung quantitativer Eigenschaften.

Von Ad. R. Walther.

1. Schmidt, Johs.: La valeur de l'individu à titre de générateur appréciée suivant la méthode du croisement diallèle. C. R. des Travaux du Lab. Carlsberg, Copenhagen. Vol. XIV. 1919. No. 6. 34 p.
2. Schmidt, Johs.: Der Zeugungswert des Individuums beurteilt nach dem Verfahren kreuzweiser Paarung. 47. Flugschr. d. D. Gesellschaft f. Züchtungskunde. Berlin 1919. 31 S. (Nahezu wörtlich mit 1. übereinstimmend.)
3. Schmidt, Johs.: Racial Studies in Fishes. III Diallel Crossings with trout (*Salmo Trutta* L.). II. Genetics. Vol. IX. 1919. pp. 61—67.
4. Pearl, Raymond: A Contribution of Genetics to the Practical Breeding of Dairy Cattle. Proc. Nat. Academy of Sciences U. S. America. Vol. VI. 1920. pp. 225—33. (Ausführlicher vorläufiger Bericht über ein mir noch nicht vorliegendes Heft: Pearl, Gowen and Miner. Studies in Milk Secretion VII. Transmitting Qualities of Jersey Sires for Milk Yield, Butter-fat Percentage and Butter Fat. Maine Agr. Expt. Stat. Ann. Report for 1919. pp. 89—204.)

Die Vererbung quantitativer Eigenschaften hat von jeher das besondere Interesse derjenigen besessen, die bei Vererbungsstudien praktische Ziele der Tier- und Pflanzenzüchtung mehr oder weniger unmittelbar im Auge hatten. Es steht auch außer Zweifel, daß von den Fortschritten in unserem Wissen von der Vererbung quantitativer Eigenschaften in der Hauptsache die Anwendung der neuzeitlichen Vererbungsforschung auf die praktische Züchtung abhängt. Die Fortschritte auf diesem Gebiete aber sind in erster Linie abhängig von der Schaffung neuer Methoden, mit denen wir diesen Fragen näher kommen können. Während die Vererbungslehre in allen ihren anderen Zweigen die ungeheuren Fortschritte der letzten Jahrzehnte leisten konnte, ohne wesentliche Neuerungen in den technischen Methoden der

Forschung seit den Zeiten Mendels, ist das Problem der Vererbung quantitativer Eigenschaften mit den bis vor kurzem bekannten Forschungsmethoden nicht zu lösen. Es bedarf neuer im Kampfe mit den Schwierigkeiten, die durch den Umstand gegeben sind, daß es sich dabei um zwei grundverschiedene ineinandergeschachtelte Probleme handelt:

1. Das Studium der Einwirkung von Außenfaktoren,
2. Die Erforschung des Zusammenspiels mehrerer Paare von Genen.

Da, wo diese Erschwerungen nicht gegeben sind, wo also weder die Wirkungen von Außenfaktoren noch das gleichzeitige Wirken mehrerer Paare von Genen die Übersicht über das erbliche Verhalten erschweren — z. B. in dem klassischen Versuch Mendels über die Vererbung bei Kreuzung einer sehr kleinen mit einer großen Erbsensorte —, sprechen wir überhaupt nicht von quantitativen Eigenschaften in dem jetzt üblichen Sinne. Wir meinen damit vielmehr im Grunde stets „kompliziert quantitative“ Eigenschaften. Als die ältesten Versuche zur Aufstellung von solchen Spezialverfahren zur Erforschung der Vererbung kompliziert quantitativer Eigenschaften haben wohl Johannsens „Methode der reinen Linien“ und die Arbeiten Pearls über die Eierproduktion bei Hühnern zu gelten.

Die Ziele bei diesen Forschungen über die Vererbung quantitativer Eigenschaften sind verschiedener Art:

1. Theoretische Klärung der Frage in ihren Grundzügen,
2. Schaffung von Verfahren zur Verwendung in der praktischen Züchtung, bestimmt zunächst dazu die sich hier ergebenden Hauptschwierigkeiten dadurch zu überwinden, daß man dem Züchter Verfahren in die Hand gibt, den von dem Phaenotyp verschiedenen Genotyp seiner Zuchttiere richtig zu beurteilen.

Arbeiten der letzteren Art — häufig weit über das Ziel hinauschießend, da der nötigen theoretischen Grundlagen entbehrend — überwiegen leider bei weitem.

Es kann unter diesen Umständen nicht überraschen, daß die vorliegenden Arbeiten, unabhängig voneinander entstanden, sehr viel verwandte Züge zeigen. Beide Verfasser beschäftigen sich in der Hauptsache nicht mit der Frage nach den Einzelheiten bei der Vererbung an sich, sondern mit der Frage: Wie stellt man den Vererbungswert eines Individuums fest, bei dem der Phaenotyp nicht als richtiger Ausdruck des Genotyps gelten kann? Beide Verfasser halten sich dabei streng an den Grundsatz, daß nur die Eigenschaften der Gesamtnachkommenschaft ein Ausdruck für den Zuchtwert eines Tieres sein können.

Pearl beschäftigt sich in der vorliegenden Arbeit mit dem praktischen Problem, den Wert eines Bullen bei der Zucht auf Milchleistung zu ermitteln. Er bestimmt zu diesem Zwecke



1. die durchschnittliche Menge an Milch oder MilCHFett, erzeugt von den Töchtern des Bullen,
2. den Durchschnitt der Erzeugung der Mütter.

1. minus 2. ergibt — positiv oder negativ — einen Ausdruck für die fördernde oder verschlechternde Zuchtleistung des Bullen.

Benutzt wurde das Material amerikanischer Yersey-Herdbuch-Zuchten, einer Rasse mit stark ausgesprochenem Milchtyp. Um den geschilderten Vergleich zwischen Durchschnitt der Mütter und Durchschnitt der Töchter ziehen zu können, mußte zunächst eine Möglichkeit geschaffen werden, die mit dem Alter schwankenden Produktionszahlen auf eine Grundzahl umzurechnen. Eine etwas umständliche Formel, gewonnen als Gesamtausdruck einer größeren Zahl von in landwirtschaftlichen Betrieben erzielten Einzelleistungen, erlaubte eine solche Umrechnung.

Eine Tabelle mit über 200 Bullen zeigt die Wirkung der einzelnen Bullen an diesem Vergleich der Töchter- und Mütter-Produktion und ergibt allerdings gewaltige Unterschiede unter den einzelnen Bullen; auch unter denjenigen, bei denen durch eine größere Zahl solcher Mutter-Töchter-Paare schwerwiegende Zufälligkeiten im Ergebnis ziemlich ausgeschlossen sind.

Das Verfahren ist im ganzen zweifellos sehr anfechtbar. Vor allem ist das Muttermaterial der einzelnen Herden sehr verschieden. Man braucht sich nur einmal darüber klar zu werden, daß ein mittelmäßiger Bulle, in eine an sich geringwertige Kuhherde eingeführt, dort eine sehr stark verbessernde Wirkung hervorbringen wird, während ein weit besserer Bulle in einer Herde vorzüglicher Kühe wirkungslos erscheinen wird; Zusammenstellungen, wie sie gerade in der Praxis außerordentlich häufig vorkommen werden. Es müßte deshalb unbedingt neben der absoluten Höhe der Steigerung oder Senkung auch die absolute Höhe der Produktion selbst angegeben werden und beide müßten in Beziehung zueinander gebracht werden. Es ist klar, daß eine Steigerung des Durchschnitts einer vorzüglichen Herde um 1 kg züchterisch wesentlich mehr zu bedeuten hat als die Steigerung des Durchschnitts einer minderwertigen Herde um 1 kg. Vielleicht ließe sich die Steigerung zweckmäßig ausdrücken in  $\%$  der Differenz zwischen einer für die Rasse festzusetzenden Höchstleistung und der im einzelnen Falle gegebenen Durchschnittsleistung der Mütter. Ein Beispiel mag das klarstellen: Höchstleistung für die Rasse sei jährlich 200 kg Butterfett. Durchschnittsleistung der gegebenen Mutterherde: 160 kg. Diese sei durch den Bullen bei der Nachkommenschaft gesteigert um 10 kg. Steigerungsprozent wäre also  $\frac{10 \cdot 100}{200 - 160} = 25 \%$ . Zum Vergleich eine andere Herde derselben Rasse: Durchschnittsleistung 120 kg; Wirkung des Bullen 20 kg: Steigerungsprozente  $\frac{20 \cdot 100}{200 - 120} = 25 \%$ .

Jede derartige Betrachtung enthüllt sofort voll die Schwierigkeiten, vor denen wir hier stehen - nur zur Klarstellung dieser Schwierigkeiten, nicht weil ich eine solche Berechnung für in der Praxis anwendbar erachte, habe ich diese Zahlbeispiele gegeben. Wissen wir, wie ein Bulle, der in einer Herde eine uns bekannte Wirkung hat, in einer anderen Herde mit Muttertieren von anderer genetischer Beschaffenheit wirkt?

Dazu kommt als weitere große Schwierigkeit, daß als Grundlagen zur Ermittlung der genetischen Beschaffenheit des Bullens die phänotypische Beschaffenheit der Kühe sowohl wie der Nachkommenschaften benutzt werden muß.

Mit fast denselben Schwierigkeiten kämpfen die Arbeiten von Schmidt. Er hat seine Untersuchungen an Forellen angestellt und Zahl der Wirbel sowie Körperlänge in einem gewissen Altersstadium bestimmt. Er kreuzte dabei seine Versuchstiere nach dem von ihm als diallele Kreuzungsmethode bezeichneten Verfahren: Es wurden mehrere Männchen und mehrere Weibchen derart zu einem Versuch zusammengestellt, daß jedes Männchen mit jedem Weibchen gekreuzt wurde, was bei der künstlichen Befruchtung, wie sie bei Salmoniden-Arten ausgedehnt betrieben wird, ohne jede Schwierigkeit ist. Es entstanden so eine Reihe von Durchschnittswerten von Nachkommenschaften, von denen die verschiedenen Nachkommenschaften desselben Muttertieres die Wirkung der verschiedenen Väter, die verschiedenen Nachkommenschaften ein und desselben Vaters die Wirkung der verschiedenen Mütter zur Anschauung bringen und es erlauben, ihr einen zahlmäßigen Ausdruck zu geben.

Die Untersuchungen werden dann an einem fingierten Beispiel aus der Schweinezucht auf die Verhältnisse der praktischen Züchtung übertragen, wobei sich überraschende Ähnlichkeiten mit den Ausführungen Pearls ergeben.

Man muß die Arbeit sehr genau prüfen, um sich über die Fehler klar zu werden, die sie birgt. Sie geht zunächst von mehreren Voraussetzungen aus: 1. Vater und Mutter müssen den gleichen Einfluß auf die Nachkommenschaft haben; 2. die Nachkommenschaft muß in ihrem Durchschnitt dem Durchschnitt der Eltern-Elgenschaften — beide Durchschnitte phänotypisch betrachtet — sehr nahe kommen. [„Die Voraussetzung ist, daß der Durchschnittswert der Eltern unter konstanten äußeren Verhältnissen mit dem Durchschnittswert sämtlicher Nachkommenindividuen zusammenfällt, sowohl in der ersten wie in der zweiten Bastardgeneration ( $F_1$  und  $F_2$ )“, 2. 2, p. 30 Fußnote.] Zu diesen Voraussetzungen kann man aber doch wohl nur folgende Stellung einnehmen: Entweder wir haben ein Recht, diese Voraussetzungen als berechtigt anzusehen, dann aber doch nur auf Grund eines so weitgehenden Einblicks in die erblichen Grundlagen, daß sich die ganze Berechnung als überflüssig erübrigt; oder uns fehlt dieser Einblick

in die erblichen Grundlagen, dann aber dürfen wir nicht mit Rechnungsweisen arbeiten, die so schwerwiegende Voraussetzungen haben:

Den Grundfehler aber sehe ich in der Verwendung des Durchschnittswerts zur Charakterisierung der Nachkommenschaften. Das gilt für die Arbeiten beider Verfasser. Ein Beispiel wird das klarstellen: Wenn wir zwei Tiere miteinander paaren, die sich in einer polyfaktoriellen quantitativen Eigenschaft voneinander unterscheiden, so erhalten wir nach dem Schema in  $F_1$  eine gleichförmige Nachkommenschaft mit Mittelwert zwischen beiden Eltern, in  $F_2$  infolge der Aufspaltung eine ungleichförmige Nachkommenschaft, aber mit demselben Durchschnitt wie  $F_1$ . Beide Generationen werden also von beiden Verfassern infolge gleicher Durchschnittswerte erblich gleich eingeschätzt. Daß das nicht zulässig ist, liegt auf der Hand, die ganze neuzeitliche Vererbungslehre beruht im Grunde auf der Ablehnung des früher weitverbreiteten Verfahrens, Nachkommenschaften allein durch ihren Durchschnitt charakterisieren zu wollen. Von einer solchen Möglichkeit, mit anderen Werten als Durchschnittszahlen für die Nachkommenschaften zu arbeiten — etwa durch Heranziehung der Streuung —, hängt in erster Linie die Brauchbarkeit der sonst in ihren Grundzügen wohl durchaus berechtigten Methoden beider Verfasser ab. Ich verweise hier auf eine Ansicht, die ich schon 1913 (diese Zeitschrift, Bd. X), allerdings nur als Vorschlag für weitere Forschungen, ausgesprochen habe, wonach uns nur eine individuelle Behandlung jedes einzelnen Gliedes einer Nachkommenschaft weiter bringen kann, wie sie die Berechnung der Korrelation zwischen Mutter und Kind innerhalb der Gesamt-Nachkommenschaft eines Vatertiers darstellt.

Bei der Arbeit Schmidts kommt noch eine andere Schwierigkeit hinzu, die auf der leider weitverbreiteten Verkennung des grundsätzlichen Unterschieds von Durchschnitts- und Einzelwert bei diskreter Variation beruht. Der Verfasser sieht z. B. einen wesentlichen Unterschied zwischen dem „Zeugungswert“ 57,602 und dem persönlichen Wert 58. (Auch an anderen Stellen: „Wir haben also beweisen können, daß der Zeugungswert von Mann y um 1,618 größer ist als der von Mann x, obwohl der Unterschied zwischen den persönlichen Werten derselben größer war, nämlich  $60 - 58 = 2$ “ [p. 21]; „namentlich erweisen sich die beiden Weibchen c und d, die beide 58 Wirbel hatten, als wesentlich verschieden, insofern der Zeugungswert des einen 0,398 unter und der des anderen 0,278 über 58 liegt“ [p. 22].) Verfasser erkennt dabei, daß der persönliche Wert 58 bei diskreter Variation der Ausdruck für jeden Zeugungswert zwischen 57,5 und 58,5 sein muß, weil ein anderer persönlicher Wert als 58 den zwischen diesen Grenzzahlen liegenden Zeugungswerten gar nicht näher kommen kann. Der Zeugungswert kann sich entsprechend seinem Charakter als Durchschnittswert kontinuierlich verändern, der persönliche Wert muß sich



als Einzelwert auf ganze Zahlen beschränken. Damit schrumpft jedoch ein Teil der als wesentlich erachteten Unterschiede in seiner Bedeutung auf die Folgen nebensächlicher Variation zusammen. Dieser Punkt fällt noch dadurch besonders ins Gewicht, daß die Variabilität der Wirbelzahl bei Forellen — insofern ist das Material kein günstiges — eine sehr geringe ist. Verfasser gibt die Schwankungen an einer Stelle (Nr. 2, p. 16, Fußnote) mit „2 bis 4“ an, genauere Angaben fehlen — es wird wohl noch sehr lange dauern, bis sich in biologischen Arbeiten die Erkenntnis durchgesetzt hat, daß Durchschnittswerte ohne Angabe eines Variationsmaßes meist nur eine höchst unzulängliche Vorstellung von Versuchsergebnissen bieten können.

Im einzelnen können diese Fragen an Hand der Arbeiten Schmidts auch deshalb nicht genauer verfolgt werden, weil durch eine unglückliche Verwechslung zweier Formeln ein Teil der Zahlen in allen drei Arbeiten mit Rechenfehlern behaftet ist. Verfasser ersetzt nämlich die Formeln  $x a$ ,  $y a$  usw. (1. p. 18 ff., 2. p. 18 ff., 3. p. 62 ff.) im Laufe der Berechnung durch die Formeln  $\frac{x + a}{2}$ ,  $\frac{y + a}{2}$  usw. Während  $x a$  usw. der Ausdruck für den Durchschnitt der Nachkommenschaft ist, bei dem also schon durch die Anzahl der vorliegenden Einzelfälle dividiert worden ist, ist der Nenner 2 bei der Formel  $\frac{x + a}{2}$  der Ausdruck für die Zahl der Fälle, mit dem man die Summe der Eigenschaften der beiden Eltern  $= x + a$  dividieren muß, um dann erst den wirklichen Durchschnitt zu bekommen. Infolgedessen erscheinen die Zahlen für die Differenzen im Zeugungswert zwischen 2 Vätern oder 2 Müttern (z. B. 1. und 2. p. 21, 3. p. 64) in der Arbeit zu Unrecht verdoppelt. Ich habe sie für einen Teil der Fälle nachgerechnet und folgendes Verhalten gefunden: Die Differenzen zwischen den Zeugungswerten der Eltern sind stets kleiner als zwischen ihren persönlichen Werten, im Durchschnitt halb so groß wie diese. Einige Zahlen sollen das beweisen:

Beispiel p. 65 in Nr. 3:

Genotypischer Durchschnitt der 3 Väter = |0,48 |, Phaenotypischer Durchschnitt = |0,66 |,  
 „ „ „ 4 Mütter = |1,40 |, Phaenotypischer Durchschnitt = |2,2 |.

Beispiele p. 19 in Nr. 1 und 2:

Genotypischer Durchschnitt der 2 Väter = |0,810 |, Phaenotypischer Durchschnitt = |2,0 |,  
 „ „ „ 4 Mütter = |0,65 |, Phaenotypischer Durchschnitt = |1,2 |.

Diese Zahlen erinnern stark an Galtons Regressionsgesetz (siehe Johannsens Elemente, 2. Aufl., p. 115), mit dem sie den grundsätzliche

Fehler, die oben schon erläuterte Aufstellung unzulässiger Durchschnittswerte, gemein haben.

Zum Schlusse muß ich noch auf den von Schmidt gezogenen Vergleich zwischen seiner Methode der diallelen Kreuzung und der „Methode der reinen Linien“ eingehen, weil diesem Vergleich Vorstellungen zugrunde liegen, die — weit verbreitet — mir ein außerordentliches Hindernis für die Erforschung der Vererbung quantitativer Eigenschaften zu sein scheinen. Johannsen definiert eine reine Linie als „den Inbegriff aller Individuen, welche von einem einzelnen absolut selbstbefruchtenden, homozygotischen Individuum abstammen“. Verfolgt man nun die krampfhaften Bemühungen, die beim Studium der Vererbung quantitativer Eigenschaften im Laufe des letzten Jahrzehnts immer wieder gemacht worden sind, um diese Definition den Verhältnissen bei Nicht-Selbstbefruchtern anzupassen, so kommt man zu der Überzeugung, daß in dieser Begriffsbestimmung zwei verschiedene Grundgedanken miteinander verknüpft sind. Nämlich:

1. eine genetische Definition,
2. eine technische Methode der Erforschung.

Die genetische Definition besagt, daß wir es mit einem Bestande zu tun haben, der von zwei erblich gleich ausgestatteten und homozygotischen Keimzellen ausgeht und infolgedessen bei Reinzucht in sich selbst dauernd gleich bleibt. Die technische Methode besagt, daß man diesen erblichen Zustand am einfachsten erreicht durch Weiterzucht von absoluten Selbstbefruchtern. Beide sind jedoch nicht unbedingt miteinander ursächlich verbunden. Denn es besteht nicht der mindeste Anlaß, einen grundsätzlichen Unterschied im erblichen Verhalten anzunehmen zwischen einer aus Selbstbefruchtung hervorgegangenen reinen Linie und einer „reinen Linie“ etwa bei Wirbeltieren, sofern diese ebenfalls aus für die betreffende Eigenschaft erblich gleich ausgestatteten und homozygotischen Keimzellen hervorgegangen ist. Die Tatsache, daß dieser Zustand in einem Falle technisch leichter zu erreichen ist als im anderen, darf nicht zwischen grundsätzlich gleiche Erbbilder einen Strich ziehen. Ebenso darf der Begriff der reinen Linie nicht, wie das bisher mehr oder weniger der Fall war, auf quantitative Eigenschaften beschränkt bleiben, es muß durchaus möglich sein, auch von einer für Albinismus reinen Linie von Mäusen, von einer reinen Linie schwarz-weiß gescheckter Rinder zu sprechen. Wir hätten also eine reine Linie zu definieren als den „Inbegriff aller Individuen, die aus der Vereinigung von zwei oder mehreren für die in Frage stehende Eigenschaft<sup>1)</sup> erblich gleich ausgestatteten und homozygotischen Keimzellen durch Weiterzucht in sich selbst hervorgegangen sind“.

Die Anwendung dieser Definition verändert den Sinn der gesamten Untersuchungen Johannsens über reine Linien in keiner Weise. Sie hätte jedoch den großen Vorzug Unklarheiten auszuschalten, wie sie sich z. B.

hinter dem von Schmidt gebrauchten Ausdruck „Methode der reinen Linien“ verstecken. Der springende Punkt von Johannsens Untersuchungen über reine Linien ist doch die Tatsache, daß er — begünstigt durch die besonderen Verhältnisse seines Ausgangsmaterials — von einem restlos geklärten genetischen Standpunkt aus phaenotypischen Schwankungen nachgehen konnte. Untersuchungen, wie die hier vorgelegten, aber sind durch das entgegengesetzte Verhalten charakterisiert, nämlich dadurch, daß sie — unter dem Zwange ungünstiger Verhältnisse — von einem genetisch völlig unübersichtlichen Material ausgehend, versuchen müssen, aus phaenotypischen Erscheinungen die genetischen Grundlagen herauszuarbeiten. Es ist unbedingt notwendig, daß man sich darüber klar wird. Wenn das auch bei den vorliegenden Arbeiten nicht immer der Fall ist, so haben sie trotz der Mängel, die ich oben ausführlich schildern mußte, doch als wertvolle Beiträge zur Klärung des erblichen Verhaltens quantitativer Eigenschaften zu gelten. Daß die Verfasser, im Bestreben praktisch Nützliches zu leisten, stellenweise die Grenzen überschritten haben, die ihnen ihr Tatsachen-Material vorläufig noch zieht, ist nicht so sehr ihre Schuld, als vor allem Schuld derjenigen (meist sehr einflußreichen!) Kreise, die kurzzeitig praktische Resultate verlangen, ehe die für diese unentbehrlichen Grundlagen genügend geklärt sind. Diese Leute sind vergleichbar einem Mann, der im Frühling auf einen Apfelbaum klettert, um „mal vorläufig langsam“ mit der Ernte anzufangen. Der Frühling ist eine schöne Jahreszeit, auch der Frühling der Erblchkeitsforschung; freuen wir uns seiner und lassen wir uns in dieser Freude nicht irre machen! Der Herbst, der die nährenden Früchte bringt, wird auch schon einmal kommen. Derjenige, der die Geschichte der angewandten Naturwissenschaften kennt und fähig ist, aus dieser Kenntnis Schlüsse zu ziehen, weiß zu warten, bis die Früchte reif sind.

<sup>1)</sup> Die Definition Johannsens betont diesen Punkt nicht besonders. Es ist aber selbstverständlich, daß nicht für alle überhaupt vererblichen Eigenschaften Homozygotie verbürgt werden kann, auch nicht bei „absoluten“ Selbstbefruchtern.



## Referate.

Nachtsheim, Hans. 1919. Zytologische und experimentelle Untersuchungen über die Geschlechtsbestimmung bei *Dinophilus apatris* Korsch. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. 93, Abt. II, S. 18—137.

Trotz der großen Rolle, die *Dinophilus* für die Fragen der Geschlechtsbestimmung spielt und trotzdem fast jedes Lehrbuch der Vererbung auf *Dinophilus* als dem Schulbeispiel einer progamen Geschlechtsbestimmung hinweist, waren seine Geschlechtsverhältnisse nichts weniger als geklärt. Wir wußten bis heute nicht mehr, als daß das *Dinophilus*-Weibchen zweierlei Eier, kleine und große, erzeugt und aus den kleinen bei Befruchtung die Männchen, aus den großen die Weibchen entstehen. Der vorliegenden Arbeit gelingt es nun zwar nicht, die Frage der Geschlechtsbestimmung zu lösen; sie gibt aber ein solides Fundament für weitere Untersuchungen.

Das Weibchen von *D. apatris* legt die befruchteten Eier in einen Kokon ab. Bevor die jungen Weibchen denselben verlassen, werden sie von den rudimentären Männchen begattet. Inzucht ist also bei *Dinophilus* die Regel. Die Männchen, die bald nach der Begattung zugrunde gehen, erzeugen, soviel festgestellt werden kann, nur eine Sorte von Spermatozoen mit 10 Chromosomen. Bei der Begattung gelangen sie in die Leibeshöhle des Weibchens und bleiben hier in zwei Paketen vereinigt, bis die Keimzellen des Ovars die Synapsis hinter sich haben. Nach derselben wachsen die Oozyten durch Verschmelzung. Eine geschlechtliche Differenzierung besteht aber am Ende der Verschmelzungsperiode noch nicht. Jetzt beginnt die Dotterbildung, die aber nur in der einen Hälfte der Eier kräftig einsetzt. Die anderen bleiben klein, werden zu Männcheneiern, diese wachsen stark heran und ergeben die Weibcheneier. Beide Sorten von Eiern besitzen denselben Chromosomensatz, nämlich 10 Tetraden. „Eine morphologisch erkennbare Ursache für die Differenzierung der Eier in weibliche und männliche in bestimmtem Verhältnis fehlt vollständig.“

Erst jetzt erfolgt die Besamung und nach der Ablage die Reifung. Alle gereiften Eier haben 10 Chromosomen. Die diploide Chromosomenzahl nach der Kopulation der Vorkerne beträgt 20.

Die experimentellen Ergebnisse der Arbeit sind folgende: es lassen sich bei *Dinophilus* Rassen unterscheiden, die sich konstant zeigen in bezug auf das Geschlechtsverhältnis. Bei manchen Rassen sind Männchen und Weibchen in der gleichen oder fast der gleichen Zahl vorhanden, bei anderen überwiegen die Weibchen mehr oder minder. Dabei läßt sich das Geschlechtsverhältnis, wie Kälte- und Wärmeeperimente zeigten, nicht oder nur in geringem Maße durch äußere Faktoren modifizieren, entgegen den

Angaben von Malsen, die aber einer kritischen Betrachtung nicht standhalten, da sie an Massenkulturen gewonnen wurden.

Wird ein Weibchen nicht begattet, so erzeugt es dennoch Männchen- und Weibcheneier. Die Geschlechtsbestimmung ist also wohl bestimmt program. Parthenogenetische Entwicklung fand in dem Material des Verfassers nicht statt.

J. Seiler, Schlederloh (Isartal).

**Roux, W.** Über die bei der Vererbung von Variationen anzunehmenden Vorgänge, nebst einer Einschaltung über die Hauptarten des Entwicklungsgeschehens. 2. Ausgabe. Vortr. u. Aufsätze ü. Entw.-mech. d. Organismen, Heft 19. Engelmann, 1913. 68 S.

Inmitten der solange schon unvermindert fortbestehenden Diskussion über die verschiedenen Formen der Variabilität und ihre Verwertbarkeit bei der Artumwandlung im deszendenztheoretischen Sinne ist es vielleicht nicht ohne Nutzen, erneut auf diese kleine Schrift hinzuweisen, in der in geklärtester Ausdrucksweise der so hervorragend auch sonst an der Scheidung und Präzisierung unserer Allgemeinbegriffe beteiligte Verfasser uns darlegt, welche Fülle von Voraussetzungen allein die oft so leichtthin gehandhabten Vorstellungen der Vererbung somatogener und blastogener Variationen einschließen, welchen praktischen Schwierigkeiten also die Realisation solcher Vorgänge ständig begegnen muß. Schon die blastogen entstandene Abänderung muß in nicht weniger als acht Beziehungen unverändert „sich bewähren“, ehe sie durch Vererbung in der folgenden Generation reproduziert werden kann. — z. B. im Konkurrenzkampf mit den lebensfähigen Teilchen gleichen Ranges im Keimplasma selbst oder aber bei der Selbstassimilation, der allerersten Vorbedingung jeglicher Zellvermehrung. Eine im Soma irgendwo zustande gekommene Abänderung jedoch wäre darüber hinaus (und zuvor) nicht nur ins generative Keimplasma erst zu übertragen (translatio), um erblich zu werden, wofür uns, wofern es sich um lokalisierte gestaltliche Änderungen handelt, nicht um lediglich chemische, „jegliches Vorstellungsvermögen schon fehlt“, sondern müsse dabei aus dem entwickelten (expliciten) Zustand in einen keimgemäßen, impliciten, gewissermaßen zurückverwandelt (implicatio), und so dem Keimplasma an der rechten Stelle eingefügt werden (insertio). Freilich werden die beiden letzten Vorgänge in etwas verschiedener Form und Grad zu erwarten sein, je nach der Grundvorstellung, die man sich über die Beschaffenheit jenes Keimplasmas hinsichtlich seiner Rolle bei der Entwicklung macht; und darum wird nun hier auch die bekannte Alternative: Evolution — Epigenese in ihrer modernen Prägung einer — besonders eingehenden — Untersuchung unterworfen. Die bezügliche Analyse ergibt dabei als kennzeichnendes Merkmal für Neoeypigeneſe Produktion von Mannigfaltigkeit; für Neoevolution dagegen Umbildung schon vorhandener Mannigfaltigkeit, ohne Vermehrung derselben also. Wie nun aber darnach der neue Begriff Epigenese verglichen mit der alten C. F. Wolfs offenbar von dieser in Richtung einer Annäherung an „Evolution“ abweicht, so daß denn auch bei ihr seitens des Verf.s von präformierten Anlagen gesprochen werden kann („neoeypigenetische Präformation“ also neben evolutionistischer), so bereitet uns solche Definition schon darauf vor, daß die praktische Analyse des Entwicklungsgeschehens uns nach der Meinung Rouxs beide Modi nebeneinander fast allerorts tätig finden läßt; und zwar so deutlich, daß ein vorläufiger Versuch hier schon unternommen werden konnte, den Anteil eines jeden an der Ontogenese festzustellen.

Sehr möglich ist es dabei, daß dem Cytoplasma die Determination im epigenetischen Sinne zukommt, dem Kern das evolutionistische Prinzip inneohnt — es wird wohl viele Leser überraschen, daß diese neuerdings mehrfach diskutierte Verteilung der Qualitäten von Roux schon 1895 erörtert wurde, wie überhaupt das Meiste des bis hierher Wiedergegebenen schon in dieser oder noch früherer Zeit von ihm zum erstenmal behandelt worden ist.

Wenn nun aber die Gesamtheit dieser Betrachtungen, indem sie die Schwierigkeiten für die Vererbung jeder neuen Variation aufzählt, vor allem die somatogene als geradezu denkummöglich erscheinen läßt — was auch durch Annahme einer „Parallelinduktion“, wenigstens in Dettos Sinne, nicht gebessert wäre, weil das Explicitum und das Implicitum (s. o.) durch ein und denselben Einfluß an sich gewiß nicht gleiche Änderung erfahren werden —, so wird am Schluß dieser Kritik doch wieder ein positiver neuer Gedanke gegenübergestellt, und so für einen Teil abändernder Einwirkungen wenigstens, nämlich diffuse (im Gegensatz zu lokalisierten) trotzdem eine Art paralleler Beeinflussung von Soma und Keim als möglich erkannt. Und zwar um deswillen, weil ja Verf. auch den somatischen Zellen, mindestens vielfach, den Besitz von Vollkeimplasma zuschreibt, wie es ihm schon 1881 die Regenerationstatsachen nahelegten; und nun gewiß die Annahme erlaubt ist, dieses somatische Keimplasma und das generative in den Urgeschlechtszellen werde durch gleichen Reiz auch gleich abgeändert werden. Also eine „bikimplasmatische Parallelinduktion“ kann den Anschein somatogener Variabilität erwecken: auf diese in vorliegender Schrift nur kurz erörterte, und so gewissermaßen versteckte, fruchtbare Weiterführung jener alten Idee des Verf.s nachdrücklich die Aufmerksamkeit zu lenken, wäre ein weiterer Hauptzweck dieses verspäteten Referates.

L. Brüel.

**Kuiper, K. Onderzoekingen over kleur en teekening by runderen.**  
Genetica, II. Bd., 1919, S. 137—161.

Die Arbeit behandelt hauptsächlich eine eigentümliche, als „Lakenfelder“ Zeichnung bekannte Pigmentverteilungsform eines holländischen Rindviehschlags. Es handelt sich um eine rein weiße Färbung der Haut des eigentlichen Rumpfes (verglichen mit einem über das ganze Tier gehängten „Laken“) bei schwarzer (auch roter) Farbe des Vorder- und Hinterteils. Trennungslinien etwa eine Senkrechte dicht hinter dem Schulterblatt und dicht vor dem Hüfthöcker. Diese als Zuchtziel erwünschte Zeichnungsform ändert vielfach ab, teils durch Verkleinerung des „Lakens“, vor allem durch Ausdehnung desselben mit Übergreifen der weißen Färbung auf die ganzen Hinterbeine und unteren Enden der Vorderbeine. Diese Abweichungen sind zum Teil sicher nur phaenotypische Variationen, ob auch — wie weiter unten noch angegeben werden soll — der Ausdruck genotypischer Verschiedenheiten, ist fraglich.

Zum Studium dieser Zeichnung brachte Verfasser folgendes Tatsachenmaterial zusammen:

1. Kreuzung eines Lakenfelder Stiers mit 54 schwarz- und rotbunten Rindern, teils mit der typischen Fleckzeichnung der Holländer (= holsteins, = schwarzbuntes deutsches Niederungsvieh usw.), teils mit einer größeren Ausdehnung des Schwarz fast über den ganzen Körper bei meist viel Weiß an Extremitäten und Kopf (= „Schwarzrücken“). Ergebnis dieser Kreuzung: 27 Lakenfelder, teils typisch,



teils mit mehr oder weniger starken Abweichungen in den oben geschilderten Formen; 24 oder 25 rein schwarze; 3 oder 4 schwarz-bunte.

2. Andere Kreuzungen zwischen Lakenfelder und Gescheckt ergaben ebenfalls Lakenfelder, Schwarze und Gescheckte.
3. Lakenfelder in Reinzucht: Eine Reihe von Fällen aus der Praxis stellen die Tatsache sicher, daß von 2 rein gezeichneten Lakenfeldern schwarze Kälber fallen können.

Die Erklärung des Verfassers lautet:

L = Lakenfelderzeichnung, l = Fehlen derselben,

E = Einfarbigkeit, e = gescheckte Zeichnung.

Bei beiden volle Dominanz. Die Einfarbigkeit (hier rein schwarz) ist dann also ll EE oder ll Ee; sie wird durch das Auftreten von Ll oder Ll in Lakenfelder Zeichnung, durch Auftreten von ee in Scheckung abgeändert.

Diese Erklärung ist durch die Beobachtungen gut gestützt, reiht sich auch in unsere bisherigen Kenntnisse sehr gut ein. Dagegen erscheint mir der Versuch des Verfassers die Zahlen, wie sie in dem oben unter 1. geschilderten Hauptversuch aufgetreten sind, zu erklären durch Annahme einer „Abstoßung nach der Reduplikationsserie 1:7:7:1 zwischen L und E“ vorläufig als zu weitgehend, vor allem weil zu abhängig von einzelnen Fehlern, die sich nach Lage der Dinge (ein Teil der Nachkommen mußte z. B. nach der Erinnerung der Besitzer beschrieben werden!) in ein derartiges Material einschleichen können. Dazu kommt, daß in dem unter 1. beschriebenen Hauptversuch die Muttertiere zu verschieden in der Zeichnung waren, als daß man ihre genetische Einheitlichkeit ohne weiteres als sicher annehmen darf. Die Annahme, die oben geschilderten Zeichnungsfehler bei Lakenfeldern seien zum Teil auf das „kryptomere“ Vorhandensein von ee zurückzuführen (Ee und EE sollen dann mit L zusammen normale Lakenfelder ergeben), stellt Verf. selbst nur als wahrscheinlich auf.

Von sonstigen Einzelheiten sind noch bemerkenswert: Weißköpfigkeit (z. B. bei Herefords, Westerwäldern) ist von allen studierten Zeichnungsformen unabhängig und kann mit Lakenfelder ebenso wie mit Einfarbigkeit zusammen auftreten.

Gescheckte schwarzbunte Holländer, mit einfarbigen Yerseys gekreuzt, ergaben eine größere Anzahl mehr oder weniger gescheckter Tiere. (Ref. muß gegenüber Verf. die Frage aufwerfen, ob die eigentümliche Färbung der Yerseys als „einfarbig“ mit einfarbig schwarz und rot gleichgestellt werden darf!)

Die Grundfarben Schwarz und Rot werden in ihrem erblichen Verhalten durch die verschiedenen Zeichnungsfaktoren augenscheinlich nicht berührt.

Es soll noch bemerkt werden, daß Verf. in den der Arbeit beigegebenen Figuren, die sonst eine sehr brauchbare Form zur Erläuterung derartiger Untersuchungen darstellen und zur Nachahmung empfohlen werden, die Bezeichnung  $P_2$  benutzt zur Kennzeichnung der mit dem mit  $P_1$  bezeichneten männlichen Tiere gekreuzten weiblichen Tiere. Da die Bezeichnung  $P_2$  schon für die der  $P_1$ -Generation vorausgehende Generation festgelegt ist, soll vor dem Gebrauch in diesem neuen Sinne zur Vermeidung von Schwierigkeiten gewarnt werden.

Walther-Gießen.

**Rosenberg, O. Chromosomenzahlen und Chromosomendimensionen in der Gattung *Crepis*. Arkiv f. Botanik, Vol. 15, Nr. 11, 16 S., 36 Fig., 1918.**

Die im Titel genannte Gattung ist den Karyologen schon seit längerer Zeit deshalb besonders bekannt, weil Verf. bei einer hierher gehörigen Spezies, nämlich bei *C. virens*, die kleinste, bisher für eine Blütenpflanze bekannte Chromosomenzahl entdeckte, und zwar 3 (hapl.) für *C. virens*. Die gleiche niedrige Zahl vermochte Verf. jetzt auch für *C. polymorpha* var. *stricta*, *C. Reuteriana* und *C. dichotoma* aufzufinden. Daneben waren von Juel für *C. tectorum* und von Digby für *C. taraxacifolia* 4 Chromosomen gezählt worden, und Verf. fügt diesen Arten jetzt *C. foetida*, *C. pileifera*, *C. agrestis*, *C. parviflora*, *C. neglecta* und *C. nicaeensis* zu. 5 Chromosomen besitzen nach ihm ferner *C. multicaulis*, *C. rigida* und *C. rubra*, 9 *C. barbata*, endlich 20 *C. biennis*. Dazu kommt noch die von Tahara untersuchte *C. japonica* mit 8 Chromosomen. Wir haben es also mit einer Gattung zu tun, bei der sich vielleicht bestimmte Speziesunterschiede mit den spezifischen Chromosomenzahlen zusammenbringen lassen. Besonders geeignet ist aber die Gattung für solche Versuche, weil die einzelnen Chromosomen „individuen“ leicht an ihrer Form und Größe jedesmal erkannt werden können. Am besten ließen sich Anaphasen-Messungen hierfür verwerten. Schon früher hatte Verf. bei *C. virens* ein langes, ein mittellanges und ein kurzes Chromosom gesehen. Bei *C. tectorum* gibt es nun ein sehr langes (a) Chromosom, ein mittellanges (b) Chromosom und zwei viel kürzere (c und d) Chromosomen. *Crepis Reuteriana* folgt demgegenüber dem Typus von *C. virens*, zeigt aber während der 1. Reifungsteilung oft Unregelmäßigkeiten, derart, daß beide kurzen (c) Chromosomen in einen Dyadenkeim gelangen und dieser daher 4 und der andere nur 2 Chromosomen erhält. Und das war in ca. 30% der beobachteten Mitosen der Fall! Würden nun 2 Sexualzellen mit solch einem „überzähligen“ Chromosom zusammentreten, so wäre damit eine neue Spezies entstanden. Gerade die 5-chromosomigen, wie *C. rubra* und *multicaulis*, könnten so zustande gekommen sein, da hier ein großes (a), ein mittelgroßes (b) und drei kleine Chromosomen zu sehen sind. Messungen über die relativen Größen der Chromosomen und Ausblicke auf die Weiterführung der aufgeworfenen Probleme beschließen die Arbeit.

G. Tischler.

**Kuwada, Yoshinari. 1919. Die Chromosomenzahl von *Zea Mays* L. Journ. of the College of science Imp. Univ. of Tokyo, Vol. 39, Art. 10, 148 pp., 2 Taf., 4 Fig.**

*Zea Mays* ist karyologisch darum von besonderem Interesse, weil nicht nur einzelne der hier ungewöhnlich vielen Rassen durch ihre Chromosomenzahlen sich unterscheiden, sondern weil auch hier vom Verf. gezeigt werden konnte, daß je ein Chromosom der einen Rasse zweien bei anderen homolog ist, d. h. also, daß bei vielen Rassen zwei Chromomeren fest aneinander haften, die bei anderen sich während der Mitosen voneinander befreit haben. Baur hat jüngst (1920) für eine *Antirrhinum*-art etwas Ähnliches theoretisch gefordert und die von Frau Breslawetz resp. dem Ref. gefundenen Zahlen (8 und 9) scheinen dafür ja eventl. verwertbar zu sein. Hier aber ist vom Verf. schon, bevor er Baur's Forderung kannte, der tatsächliche Nachweis erbracht worden, daß in der Tat ganz nahe stehende Rassen so differieren können.



Durch sehr genaue vergleichende Untersuchung der Zahl und Größe der Gemini, über die leider im einzelnen nicht referiert werden kann, konnte zunächst ein genauer Nachweis erbracht werden, daß die überzähligen Chromosomen durch Querteilung anderer zustande gekommen sein müssen. Aber diese Messungen ergaben noch ein weiteres ungemein interessantes Resultat für die Phylogenie von Zea. Sie sprechen nämlich außerordentlich zu gunsten der Collinsschen Hypothese, nach der diese so verbreitete Getreideart ein Bastard zwischen *Euchlaena* und einer *Andropogonee* ist. Die Chromosomen der ersteren Gattung sind länger als die der letzteren, außerdem zeigen sie eine größere Neigung, sich in zwei Chromomeren einzuschnüren. Bei Kreuzung zweier Rassen mit verschiedenen Chromosomenzahlen dominiert Chromosomentrennung über Chromosomeneinkerbung, ist aber rezessiv gegenüber dem Verhalten der gar nicht zur Teilung neigenden *Andropogonen*-Chromosomen. Die „passiv“ getrennten Chromosomen der zweitgenannten Rassen „würden relativ leicht miteinander an den entsprechenden Enden verschmelzen“, um wieder ein quergekerbtes Chromosom zu bilden. Rein zufällige Lagerungen in den somatischen Kernen begünstigen das natürlich. Und so kommt eine tatsächlich überall zu beobachtende Schwankung der Chromosomenzahl in den diploiden Zellen zustande. Selbst in den Gameten müssen wir Schwankungen der Zahl haben, wenn nicht reine Chromosomen der beiden Rassen zusammenkommen, sondern neben ein „Chromomer“-Chromosom ein passiv geteiltes „anlehnungsbedürftiges“ der anderen Rasse gelangt.

Die übrigen 8 Chromosomen der ursprünglichen 10 erscheinen durchweg recht einheitlich. Was die Chromosomenzahlen selbst anlangt, so schwanken sie bei *Zea Mays* zwischen 9 und 12, bei *Euchlaena mexicana* ist die Zahl 10, ebenso bei *Andropogon Sorghum* var. *vulgaris*, var. *obovatus*, *Andr. nardus* und *Coix agrestis*. Ganz andere Zahlen aber besitzen die gleichfalls als verwandt betrachteten *Ischaemum antheophoroides* und *Saccharum officinarum* sowie *Sach. spontaneum* mit ca. 68 diploiden, also 34 haploiden Chromosomen.

Ein theoretischer Ausblick über Chromomeren und ihr Verhältnis zu den Chromosomen sowie ihre Bedeutung für das Entstehen neuer Arten beschließt die interessante Arbeit.

G. Tischler.

### Hildén, K. Anthropologische Untersuchungen über die Eingeborenen des russischen Altai. 137 S. Helsingfors 1920.

Verf. hat auf einer Reise ins Altaigebiet im Sommer 1914 anthropologische Beobachtungen gesammelt. Im nördlichen Altai haben einige Stämme noch ziemlich ihre den Ugriern des Obgebietes verwandte Eigenart bewahrt; sie scheinen jetzt allerdings allmählich von Russen verdrängt zu werden, ähnlich wie die Stämme des südlichen Altai von Mongolen. Hildéns Arbeit ist in durchaus moderner Weise an den Fragestellungen der allgemeinen Biologie, speziell der Erblichkeitswissenschaft orientiert und kann daher allgemeineres Interesse beanspruchen. Bemerkenswert erscheint mir die bedeutende Kopfgröße der Bewohner des nördlichen Altai; die Kopflänge der Männer beträgt im Durchschnitt etwa 190 mm (bei einem Individuum sogar 210 mm!) bei einer Körpergröße von nur 163 im männlichen Geschlecht. Interessant ist auch, daß dort rotes Haar, welches die Schule des Wiener Anthropologen Pöck ausschließlich der nordwesteuropäischen Rasse zuzurechnen geneigt ist, vorkommt und zwar kaum seltener als blondes. Auch sonst spricht manches dafür, daß es in Zentralasien einmal ein größeres



Verbreitungsgebiet blonder Rasse gab. Weitergehende Schlüsse daraus zu ziehen, lehnt Verf. jedoch mit Recht ab. Korrelationen zwischen den einzelnen anthropologischen Merkmalen hat H. nicht gefunden. Da mich die Beziehung der Pigmentanlagen zum Geschlecht besonders interessiert, habe ich die Tabellen H.s daraufhin ausgezählt und gefunden, daß von den untersuchten männlichen Bewohnern des nördlichen Altai  $19,6 \pm 3,2\%$  nicht-braune (melierte oder graue) Augen hatten, von den weiblichen dagegen nur  $9,9 \pm 3,0\%$ . Dieser Befund spricht bis zu einem gewissen Grade dafür, daß gewisse Pigmentanlagen im Geschlechtschromosom lokalisiert seien. In bezug auf die Haarfarbe finden sich in H.s Material keine entsprechenden Unterschiede, während man solche bei europäischen Mischbevölkerungen verschiedentlich festgestellt hat. Man hat bei der Lektüre von Hildéns schöner Arbeit keinen Augenblick das Gefühl, einen fremdländischen Forscher vor sich zu haben; ein neuer Beweis, daß die finnländische und die deutsche Wissenschaft aus dem gleichen Geiste geboren sind. Lenz, München.

**Little, C. C. A Note on the Human Sex Ratio.** Proc. Nat. Academy of Sciences of the Unit. St. of America, Vol. VI, 1920, S. 250—53.

Verfasser hat in schon früher veröffentlichten Untersuchungen gezeigt, daß stets ein Überschuß von männlichen Geburten eintritt, wenn die Eltern verschiedener Nationalität sind, verglichen mit dem Geschlechtsverhältnis bei in bezug auf die Nationalität reinen Ehen. In vorliegender Arbeit verfolgt er nun diese Fragen weiter an einem anderen Material des Sloan Maternity Hospital in New York City. Er hat zur Verfügung folgende Rassen: 1. Reine Europäer = beide Eltern gehören demselben Volksstamm an; 2. Europäer-Kreuzungen = die Eltern gehören zu zwei verschiedenen Volksstämmen; 3. Weiße aus den Vereinigten Staaten = wahllos herausgegriffen, völkisch sehr gemischt; 4. Neger aus Britisch-Westindien; 5. Neger aus den Vereinigten Staaten. Beide Gruppen von Negern nicht rein, am meisten noch die aus Westindien.

Das Geschlechtsverhältnis zeigt — hier stark abgerundet wiedergegeben — bedeutende Unterschiede:

Reine Europäer . . .	105 $\pm$ 1,0	Neger aus Britisch-West-	
Europäer-Kreuzungen .	123 $\pm$ 2,1	indien . . . . .	108 $\pm$ 2,8
Weiße aus den Vereinig-		Neger aus den Vereinig-	
ten Staaten . . . .	118 $\pm$ 1,7	ten Staaten . . . .	96 $\pm$ 1,8

Merkwürdige Verschiebungen dieser Zahlen zeigen sich bei dem Vergleich des Geschlechtsverhältnisses von Erstgeburten mit den späteren Geburten. Während diese Zahlen bei den Gruppen 2—4 etwa dieselben bleiben, wie oben angegeben, betragen sie bei reinen Europäern: Erstgeburten =  $116 \pm 1,5$ , spätere Geburten =  $97 \pm 1,2$  und bei Westindien-Negern: Erstgeburten =  $104 \pm 2,7$  und spätere Geburten =  $112 \pm 2,8$ .

Verf. ist auf Grund dieses Materials geneigt, Rassenkreuzungen unter Weißen eine andere Wirkung als Rassenkreuzungen unter Negern zuzuschreiben. Beide entfernen sich von dem Geschlechtsverhältnis, das Rassenreinzucht zeigt, die Weißen jedoch mit einem Überschuß an männlichen, die Neger-Rassenkreuzungen mit einem Überschuß an weiblichen Geburten.

Walther-Gießen.

**Schallmayer, Dr. Wilhelm. Vererbung und Auslese.** Grundriß der Gesellschaftsbiologie und der Lehre vom Rassedienst. 3. durchwegs umgearbeitete und vermehrte Auflage. XVI + 536 S. Jena 1918. G. Fischer.

Ich bin von dem Herrn Herausgeber aufgefordert worden, das Hauptwerk des kürzlich verstorbenen berühmten Rassenhygienikers Schallmayer in dieser Zeitschrift zu besprechen, und in der Tat darf die auf das menschliche Gesellschaftsleben angewandte Abstammungs- und Erblichkeitslehre auch das Interesse jener Biologen beanspruchen, welche ihre Wissenschaft rein theoretisch und ohne Rücksicht auf Ziele und Zwecke des Menschenlebens betreiben. Sch. bezeichnet die praktische Anwendung der Biologie im Sinne der Gesunderhaltung und Ertüchtigung menschlicher Geschlechter, welche man gewöhnlich Rassehygiene nennt, als Rassedienst.

Das Werk gliedert sich in zwei Hauptteile, deren erster überschrieben ist: „Die wissenschaftlichen Grundlagen des Rassedienstes“. Die ersten beiden Abschnitte dieses Teiles geben eine gedrängte Darstellung der Lehre von der Abstammung, der Erblichkeit, der Variabilität und der Auslese. Sch. steht auf dem Boden der Darwinschen Selektionstheorie, die er mit guten Gründen gegen Mißverständnisse und Angriffe verteidigt. Die lamarkistischen Vorstellungen werden unbedingt abgelehnt. Die Frage der „Vererbung erworbener Eigenschaften“ wird ausführlich erörtert und in negativem Sinne beantwortet. „Überhaupt führten alle sorgfältig ausgeführten Versuche nur zu dem Ergebnis, daß Veränderungen des Organismus, die als Reaktionen auf äußere Einwirkungen entstehen, ohne Belang für die Erbsubstanz sind“ (S. 84). Hinsichtlich der Erblichkeitslehre zeichnet sich die 3. Auflage des Werkes gegenüber der im Jahre 1910 erschienenen 2. vorteilhaft durch vollständigere Verarbeitung der Ergebnisse der modernen experimentellen Erblichkeitsforschung aus. Die 2. Auflage stand noch etwas einseitig im Zeichen der Weismannschen Erblichkeitstheorie. Aber an den entscheidenden Grundlagen brauchte nicht viel geändert zu werden. Da ja Weismanns Lehre (z. B. von der Kontinuität der Erbmasse, von der Nicht-erblichkeit erworbener Eigenschaften, von der Bedingtheit der Erblichkeitserscheinungen durch gesonderte Einheiten) von der modernen Forschung im wesentlichen nur bestätigt worden ist. Schallmayers Darstellung der Selektionslehre glaube ich auch dem biologischen Fachmann empfehlen zu dürfen, zumal wir nur wenige gute Schriften darüber besitzen. Seine Darstellung der Erblichkeitslehre, obwohl im ganzen sicher zutreffend, ist dagegen nicht in allen Einzelheiten einwandfrei. So ist das Schema auf S. 93, welches „die Wirkung der Befruchtung auf die Variabilität der Erbsubstanz“ veranschaulichen soll, auch abgesehen von der unrichtigen Voraussetzung, „daß jedes Chromosom die vollständige, zur Entwicklung eines Individuums erforderliche Erbanlagengarnitur“ besitze, nicht richtig. Auch daß die „Hauptquelle der Erbvariationen“ in der Neukombination der Erbeinheiten zu suchen sei, ist mindestens mißverständlich. Sch. sagt allerdings auf S. 94, daß bei der Umwandlung der Arten „auch“ Mutationen eine Rolle gespielt haben: aber die Sache liegt doch offenbar so, daß der Mutation in Verbindung mit der Selektion die entscheidende Bedeutung zukommt.

Der 3. Abschnitt des ersten Hauptteils trägt die Überschrift: „Die menschlichen Erbanlagen“. Hier werden die erblich bedingten Unterschiede der Menschen besprochen, einschließlich der erblich bedingten Krankheiten und Mißbildungen, der hervorragenden Begabung und der sozialen Minderwertigkeit.



Der umfangreiche 4. Abschnitt ist überschrieben: „Warum jetzt Rassedienst nötig ist“. Hier wird die Beeinflussung der Auslese durch unsere Kultur besprochen, die Auslesebedeutung der wirtschaftlichen Verhältnisse, des Krieges, der Geschlechtskrankheiten und anderer Ursachen, insbesondere aber die der künstlichen Geburtenverhütung. Sch. kommt zu dem Schluß, daß „bei weit fortgeschrittener Kultur die Lebensauslese viel schwächer“ werde, „und anstatt daß dafür die Fruchtbarkeitsauslese einen Ausgleich schüfe, vergrößert diese noch den Ausfall an Auslese und, was viel größere Tragweite hat, ist weitaus zum größten Teil sogar kontraselektorisches, und dies mit überaus großer Intensität“. Sch. belegt das alles eingehend durch Tatsachen. Insbesondere die Familien mit höherer geistiger Begabung werden durch unsere Lebensverhältnisse fast systematisch zum Aussterben gebracht.

Welche Folgen das im Laufe der Generationen haben muß, wird im 5. Abschnitt dargelegt: „Niedergang und Aussterben von Völkern und das Entartungsproblem.“ „Es unterliegt trotz aller Schwierigkeiten der Entartungsdiagnose kaum einem Zweifel, daß wir, verglichen mit unseren Vorfahren aus vorgeschichtlicher Zeit, mindestens an leiblicher Rassetüchtigkeit erheblich zurückgegangen sind.“ „Geistig und körperlich harmonische und vollkräftige Menschen sind in der heutigen Menschheit sehr in der Minderzahl.“ (S. 281.)

Im 6. Abschnitt werden die rassenbiologischen Verhältnisse der chinesischen Kultur im Vergleich zur abendländischen behandelt. Wie Tacitus den Römern seiner Zeit die Germanen, so stellt Schallmayer den modernen Europäern die Chinesen in vieler Beziehung als Vorbild hin; und wenn ihm die Chinesen und ihre Kultur aus der Ferne vielleicht auch rosiger erscheinen mögen, als sie es bei direkter Berührung tun würden, so ist doch auch dieses Kapitel jedenfalls außerordentlich lehrreich.

Im 2. Hauptteil, der die Überschrift „Ziel und Wege des Rassedienstes“ trägt, behandelt Sch. die praktischen Folgerungen, welche sich aus den Einsichten der Rassen- und Gesellschaftsbiologie ergeben. Er zeigt, daß von isolierten Einzelmaßnahmen eine Rettung und Gesundung der Rasse nicht zu erhoffen ist, daß vielmehr unser ganzes öffentliches und privates Leben unter rassenhygienischen Gesichtspunkten reformiert werden muß. Die Bevölkerungspolitik, welche allerdings nicht einseitig quantitativ betrieben werden darf, ist der wichtigste Teil aller Politik überhaupt, weil eben die Menschen und nicht äußere Dinge das Wichtigste im Staate sind. In diesem Sinne erörtert Sch. eingreifende Reformen der Wirtschaftsordnung, insbesondere des Steuerwesens, der Beamtenbesoldung, des Erbrechtes, des Siedlungswesens und aller anderen Lebensgebiete, die der Beeinflussung durch gesellschaftliche Maßnahmen zugänglich sind. Ausführlich werden die mehr direkten Maßnahmen der Rassenhygiene besprochen, die Frage der Eheverbote, der Gesundheitszeugnisse, der Sterilisierung und Asylierung Minderwertiger. Sehr bedeutungsvoll ist Schallmayers Forderung „erbbiographischer Personalbogen“ für alle Staatsbürger, weil ohne Kenntnis der Anlagen der einzelnen Familien direkte Maßnahmen der Rassenhygiene kaum durchführbar sind.

Mit Recht legt Sch. besonderen Nachdruck auf die Erziehung der Bevölkerung zum rassenhygienischen Denken. Man kann wohl sagen, daß es durchaus nicht hoffnungslos wäre, die Entartung aufzuhalten und wirklichen Aufstieg an ihre Stelle zu setzen, wenn es uns gelingen würde, die öffentliche Meinung von der Notwendigkeit und Möglichkeit der Rassenhygiene zu überzeugen. Aber selbst unsere sogenannten Gebildeten stehen dieser Lebensfrage jeder Kultur bisher fast völlig verständnislos gegenüber. Schuld daran ist zum guten Teil unser völlig verfahrenes Bildungswesen. „Weitaus der



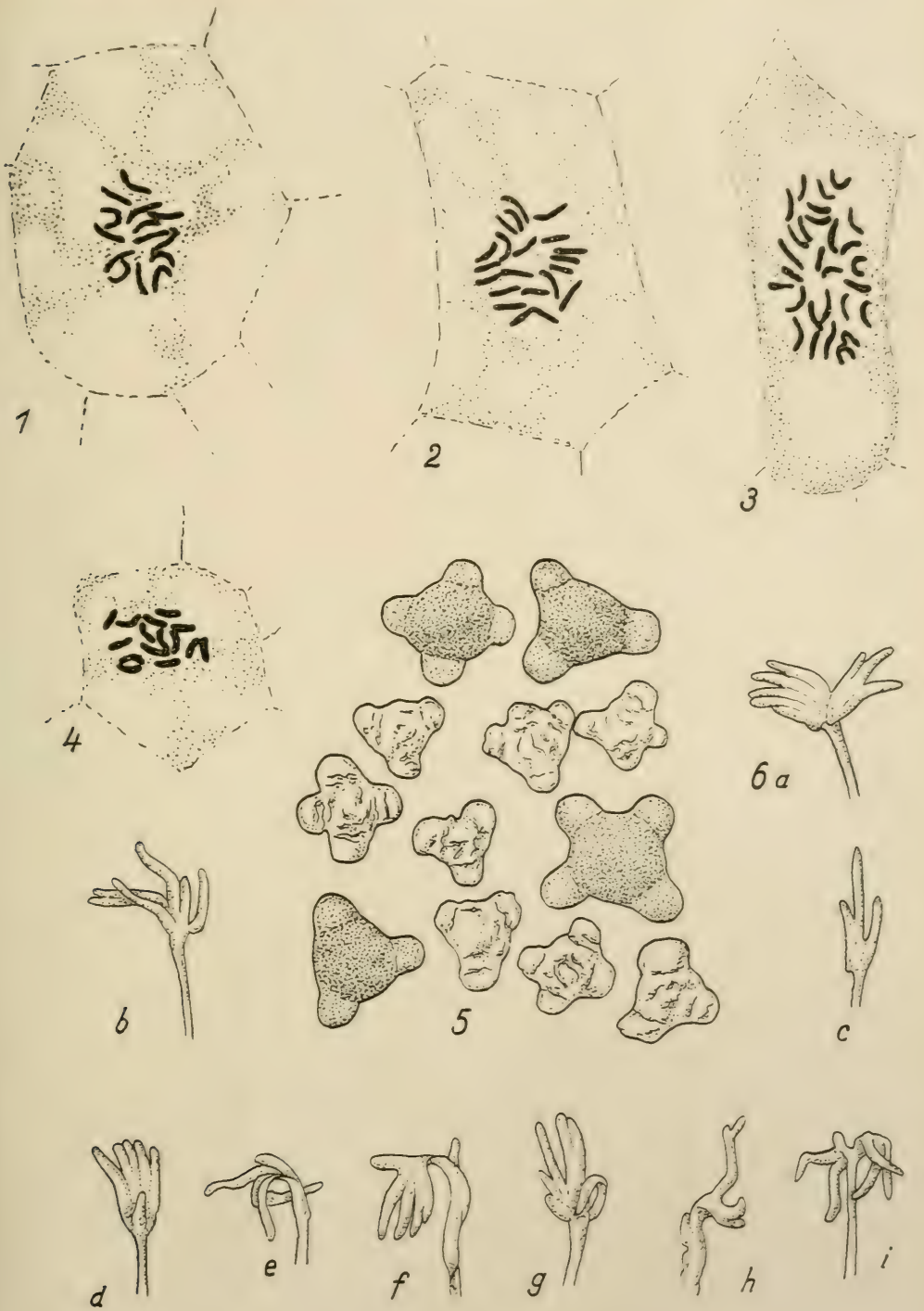
größere Teil von dem, was in unseren Gymnasien und anderen Mittelschulen, und auch von dem, was in den Universitäts Hörsälen in die jungen Köpfe hineingequält wird, ist nicht nur für den künftigen Beruf entbehrlich und fällt nach den Examen spurlos der Vergessenheit anheim, sondern ist auch als Bestandteil der sogenannten Allgemeinbildung im Grunde wertlos.“ (S. 434.) Sch. fordert daher die Einführung biologischen Unterrichts in den höheren Schulen, der sowohl für das praktische Leben als auch für die Allgemeinbildung von höchster Bedeutung ist. Die nötige Zeit kann leicht durch Einschränkung der eigentlich philologischen und verwandter Fächer gewonnen werden. Auch Unterricht in der Hygiene einschließlich der Rassenhygiene ist ungleich wichtiger als das meiste, was heute noch gelehrt wird. Hand in Hand damit muß eine „Erziehung zur Moral des Rassendienstes“ gehen.

Auf weitere Einzelheiten des ungeheuer reichhaltigen Werkes kann ich hier nicht eingehen. Nur scheint es mir nötig zu sein, auch über einzelne Mängel des sonst so wertvollen Buches nicht zu schweigen. Sch. läßt die Unterschiede der großen anthropologischen Rassen, die doch offensichtlich von größter Bedeutung für die Schicksale der Kulturen und Staaten sind, nicht nur außer Betracht, sondern er eifert sogar gegen die Heranziehung dieser Unterschiede. Insbesondere die Lehre von einer besonderen Kulturbegabung der nordischen Rasse sucht er auf jede Weise schlecht zu machen. Er zitiert einige geistig nicht normale Anhänger der Gobineauschen Lehre und verallgemeinert deren phantastische Bestrebungen in ganz ungerechtfertigter Weise. Jenen Menschen, welche gefühlsmäßig die nordische Rasse am höchsten schätzen, wird nachgesagt, daß sie auf die „Ausbreitung der nordischen Rasse auf Kosten der übrigen Rassen Elemente, die in der deutschen und der sonstigen Bevölkerung Europas vertreten sind“, ausgingen. „Letztere sollen durch einen Bund der an nordischem Blut reicheren Völker unterdrückt werden.“ (S. 381.) Es ist schwer verständlich, wie Schallmayer, der im allgemeinen stets bemüht ist, objektiv und gerecht zu urteilen, zu derartigen Behauptungen kommen konnte. Mit dieser Animosität, die man wohl der Pathographie bedeutender Geister einreihen muß, hängt auch die von Schallmayer eigensinnig festgehaltene Schreibweise „Rassenhygiene“ (ohne n) zusammen. Er bildete sich nämlich ein, daß das n in dem von Ploetz eingeführten Worte Rassenhygiene einen Plural anzeigen solle und daß daher durch die Schreibweise Rassenhygiene — Sch. ließ in der Polemik das n gewöhnlich fettdrucken! — die „vorzugsweise Pflege der nordischen Rasse“ im Gegensatz zu andern Rassen zum Ausdruck gebracht werden solle. In Wirklichkeit bezeichnet das n in dem Worte Rassenhygiene natürlich gar keinen Plural, ebenso wenig wie z. B. in den Worten Keulenschlag oder Sonnenschein, sondern eine Genitivform. Und selbst wenn ein Plural darin liegen würde, so würde die von Sch. untergelegte Deutung immer noch an den Haaren herbeigezogen sein. Mit ähnlicher Logik könnte man sagen, daß durch eine Pluralform zum Ausdruck gebracht werde, daß die Rassenhygiene allen Rassen zugute komme, während das Wort „Rassenhygiene“, welches Sch. als Singularform auffaßte, gerade die Beschränkung auf eine Rasse zum Ausdruck bringe. Schallmayer kann sich nicht genug tun, die „nordische Rassentheorie“ als außerordentlich verderblich und gefährlich hinzustellen; die deutsche Einheit soll dadurch bedroht sein, die andern Völker sollen gegen das deutsche eingenommen werden, und die Sache der Rassenhygiene soll dadurch geschädigt werden. Mit mehr Recht könnte man meines Erachtens das Gegenteil vertreten. Wenn die Bevölkerungen Mittel-, Nord- und Westeuropas sowie Nordamerikas ein Bewußtsein

ihres gemeinsamen nordischen Blutes hätten, so würde ein Krieg wie der verfllossene Weltkrieg, der auf ein gegenseitiges Abschachten innerhalb der nordischen Rasse hinauslief, kaum möglich gewesen sein. Gerade Schallmayer, der einer Staatenvereinigung im rassenhygienischen Interesse das Wort redet, sollte auch die völkerbindende Kraft des Rassengedankens nicht übersehen haben. Und was die rassenhygienische Bewegung anbetrifft, so soll man doch auch nicht übersehen, daß die Begeisterung, welche die Liebe zur eigenen Rasse verleiht, durch logische und statistische Begründung niemals ersetzt werden kann.

Schallmayer bemerkt selber — allerdings in hämischer Weise —, daß Gegen Gründe die nordische Rassenlehre kaum zu beeinträchtigen vermögen, ähnlich wie auch die Anhänger eines religiösen Glaubensbekenntnisses für Anfechtungen nicht zugänglich seien (S. 383). Er hat nicht gesehen, daß das für alle Wertungen und Zielsetzungen gilt — auch für seine eigenen. Letzte Ziele können niemals wissenschaftlich begründet werden. Die Wissenschaft kann in praktischer Beziehung immer nur Mittel an die Hand geben zu Zwecken, die schon vorausgesetzt werden. Jede Begründung eines praktischen Zieles besteht daher im Grunde darin, daß es als geeignetes Mittel zu einem übergeordneten Ziele aufgezeigt wird. Durch eine „Begründung“ wird also ein Zweck zum Mittel und damit als Eigenwert geradezu aufgehoben. Die Wissenschaft einschließlich der Biologie ist zur Begründung letzter Ziele völlig ungeeignet. Weil Schallmayer in dieser Beziehung nicht klar gesehen hat, ist auch das Kapitel über „Das sozial philosophische Problem des Endzieles und Wertmaßes aller staatlichen Politik“ verhältnismäßig so schwach ausgefallen. Wenn er dort sagt: „Die Grundfunktion und der tiefste Sinn der Ethik ist, eine menschliche Gesellschaft existenzfähig zu machen“, so ist das eben eine dogmatische Behauptung, die durch die Berufung auf die Biologie niemals begründet werden kann. Sch. behandelt die Frage nach dem Zweck des Staates als eine Frage der wissenschaftlichen Erkenntnis. Auf letzte Zwecke angewandt verlieren aber die Begriffe „Richtig“ und „Falsch“ völlig ihren Sinn. Letzte Ziele sind wissenschaftlich weder begründbar noch widerlegbar. Sobald aber ein Ziel gesetzt ist, gewinnt die Wissenschaft natürlich eine ungeheure Bedeutung, indem sie die Mittel zu seiner Erreichung an die Hand gibt. Trotz der theoretischen Bedenken, bin ich daher praktisch mit Sch. durchaus einig, wenn er sagt: „Alle Maßnahmen und Unternehmungen der inneren und äußeren Politik müssen dem Ziel dienen, die Lebensfähigkeit der Nation auf die Dauer zu sichern.“ (S. 323.) Und die Biologie ist berufen, in dieser Beziehung auf die furchtbarsten Unterlassungssünden aufmerksam zu machen. Schallmayer hat nur zu recht, wenn er sagt, daß unsere Staatsmänner ihr Augenmerk ausschließlich auf die Gegenwart und die nächste Zukunft zu richten pflegen, ohne Rücksicht auf das dauernde Gedeihen der Rasse. Und was die Lage unserer Rasse so verzweifelt macht, ist, daß ein Staatsmann, selbst wenn er seine Tätigkeit auf jene wesentlichsten Bedingungen staatlichen Gedeihens, die in der Gesundheit der Rasse liegen, richten würde, er doch kein Verständnis dafür finden würde. Vordringlicher als alles andere ist also die Verbreitung der rassenbiologischen Erkenntnis, zumal unter unsern „Gebildeten“ und unter der studierenden Jugend. Und darin, daß Schallmayer diese Aufgabe wie kein anderer gefördert hat, liegt der ungeheure Wert seines Werkes, ja seine weltgeschichtliche Bedeutung.

Lenz, München.

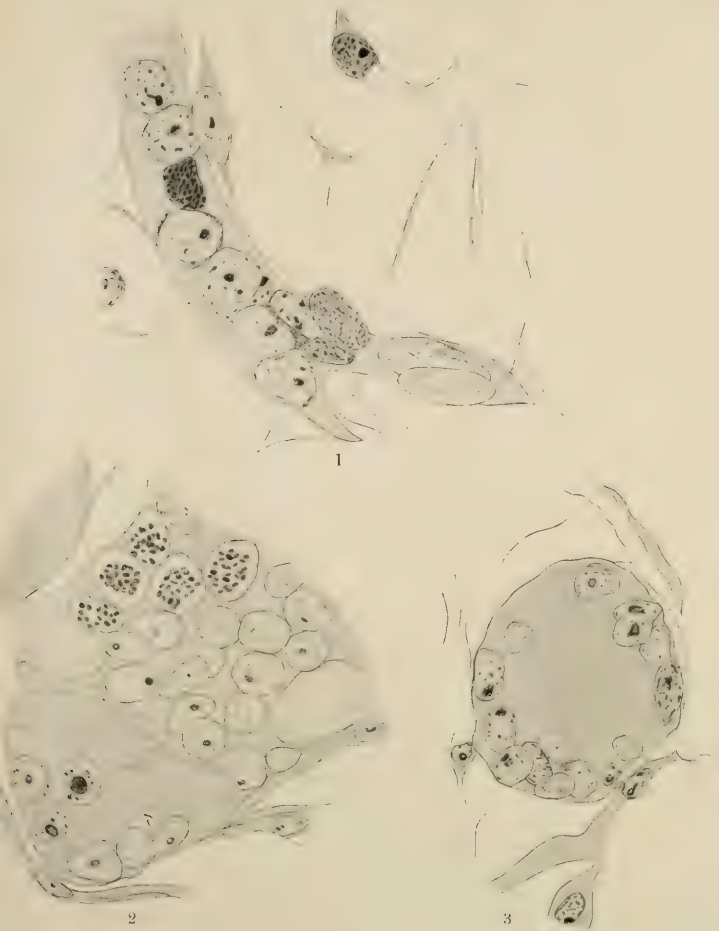


Boedijn: *Oenothera Lamarckiana*









Krüger gez.



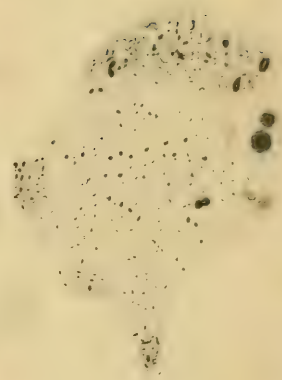
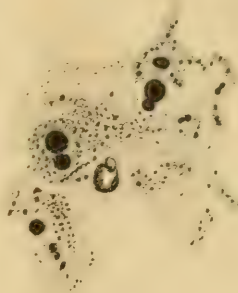




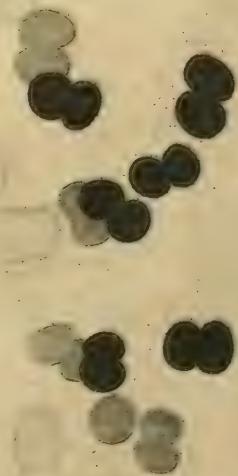
27

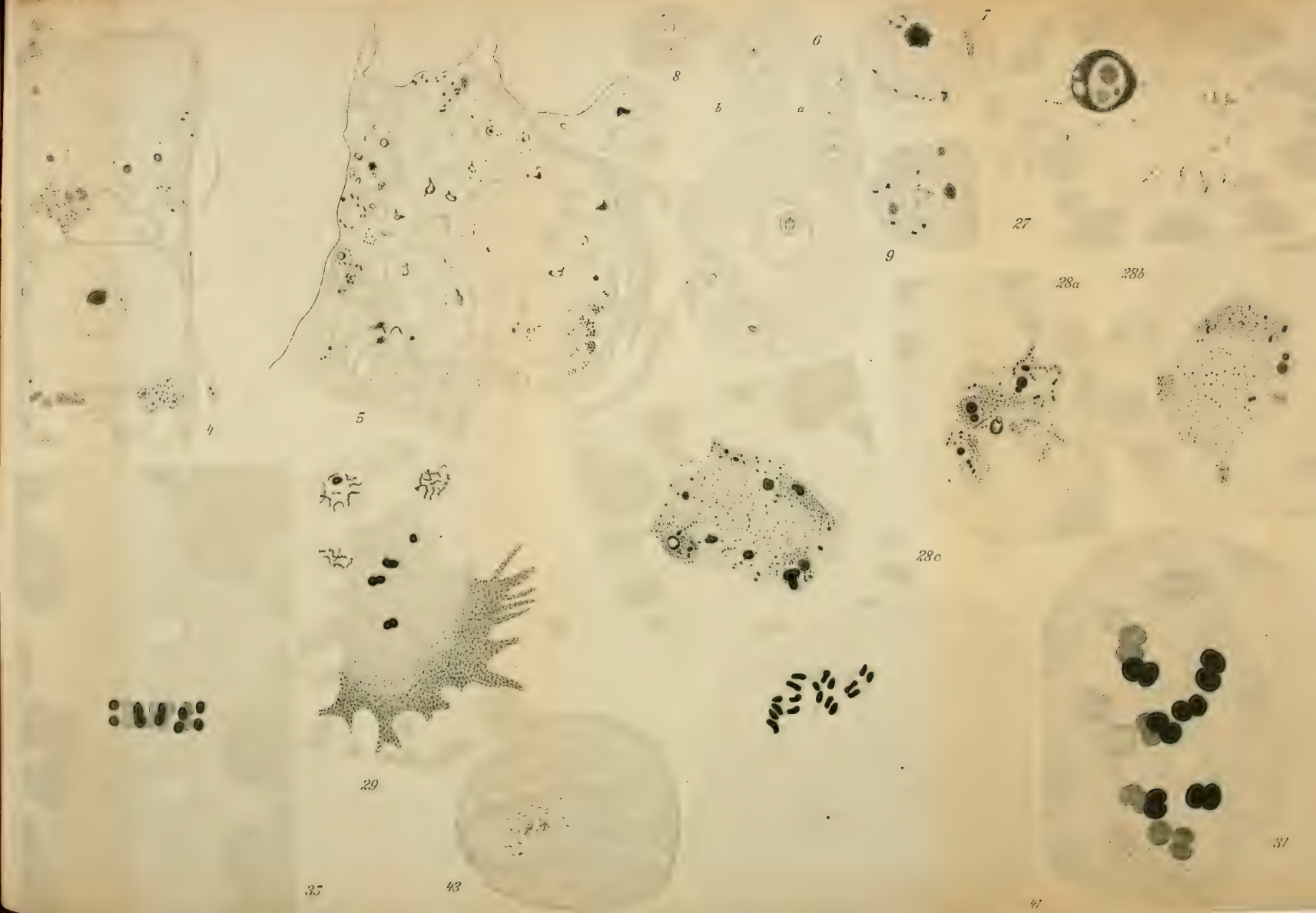
28a

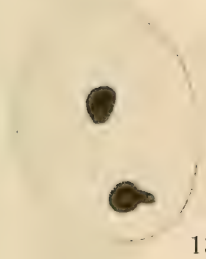
28b



28c







13



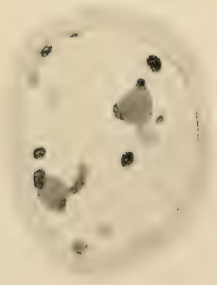
23



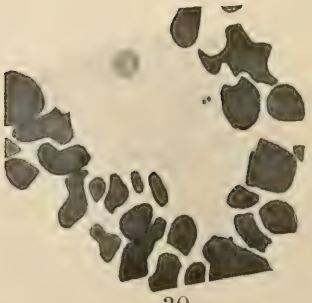
17



25

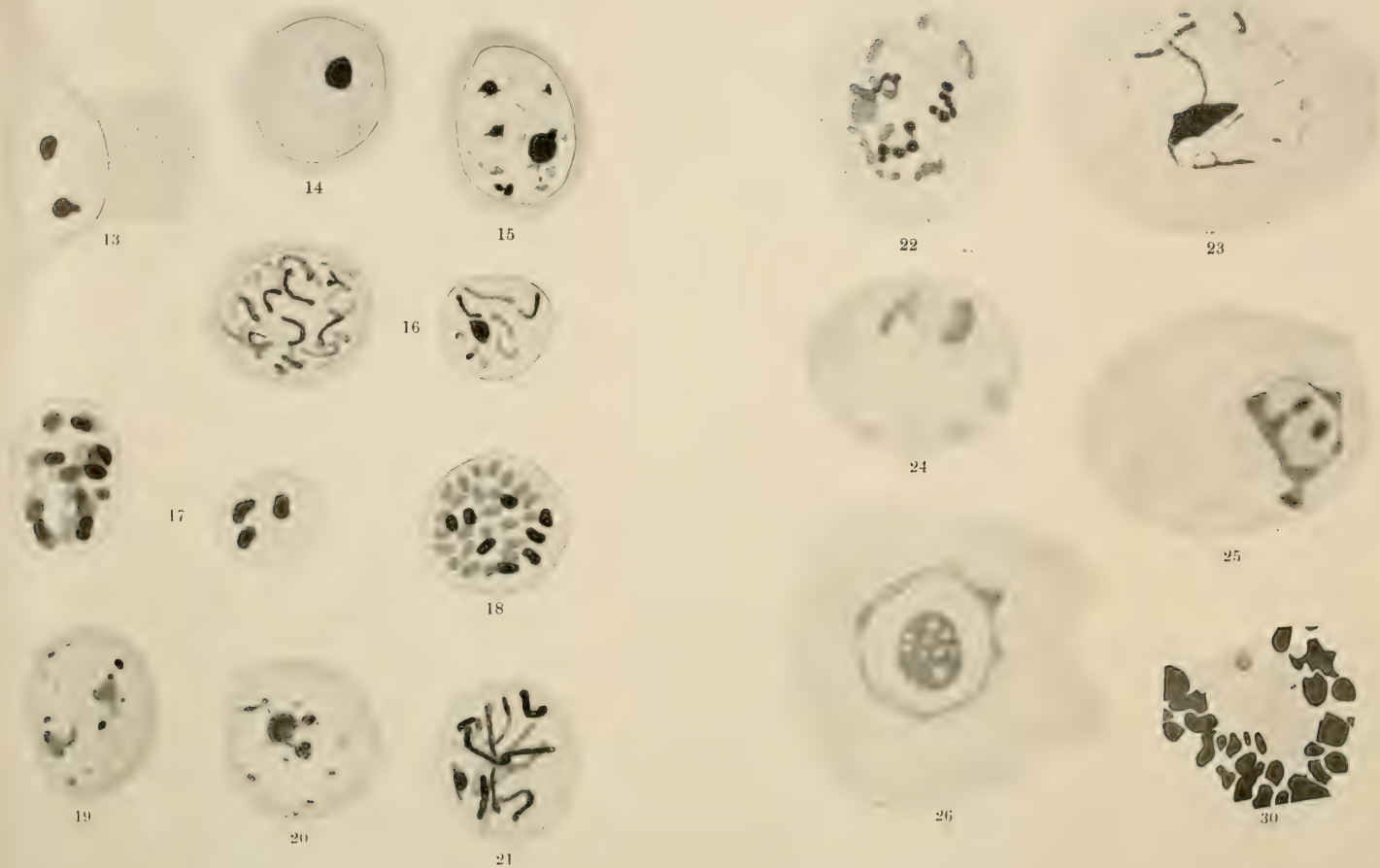


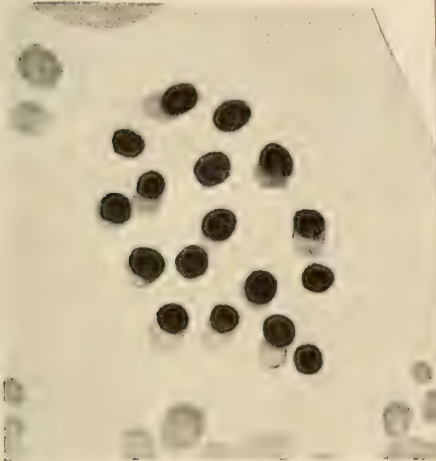
19



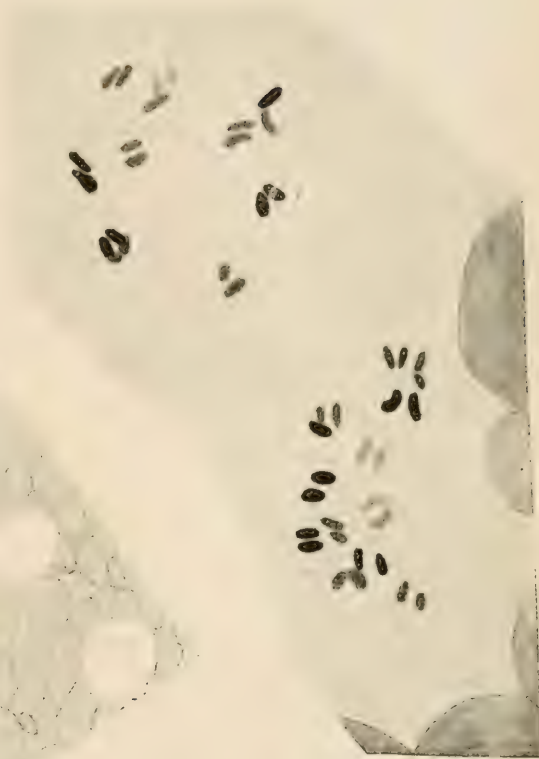
30







32



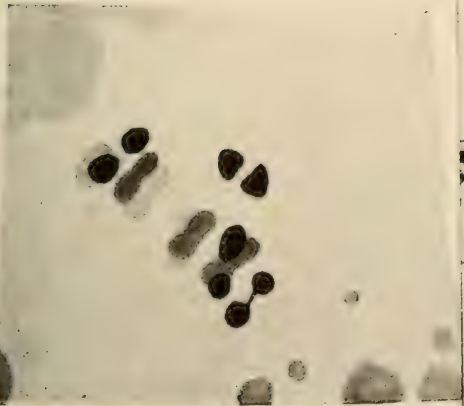
39



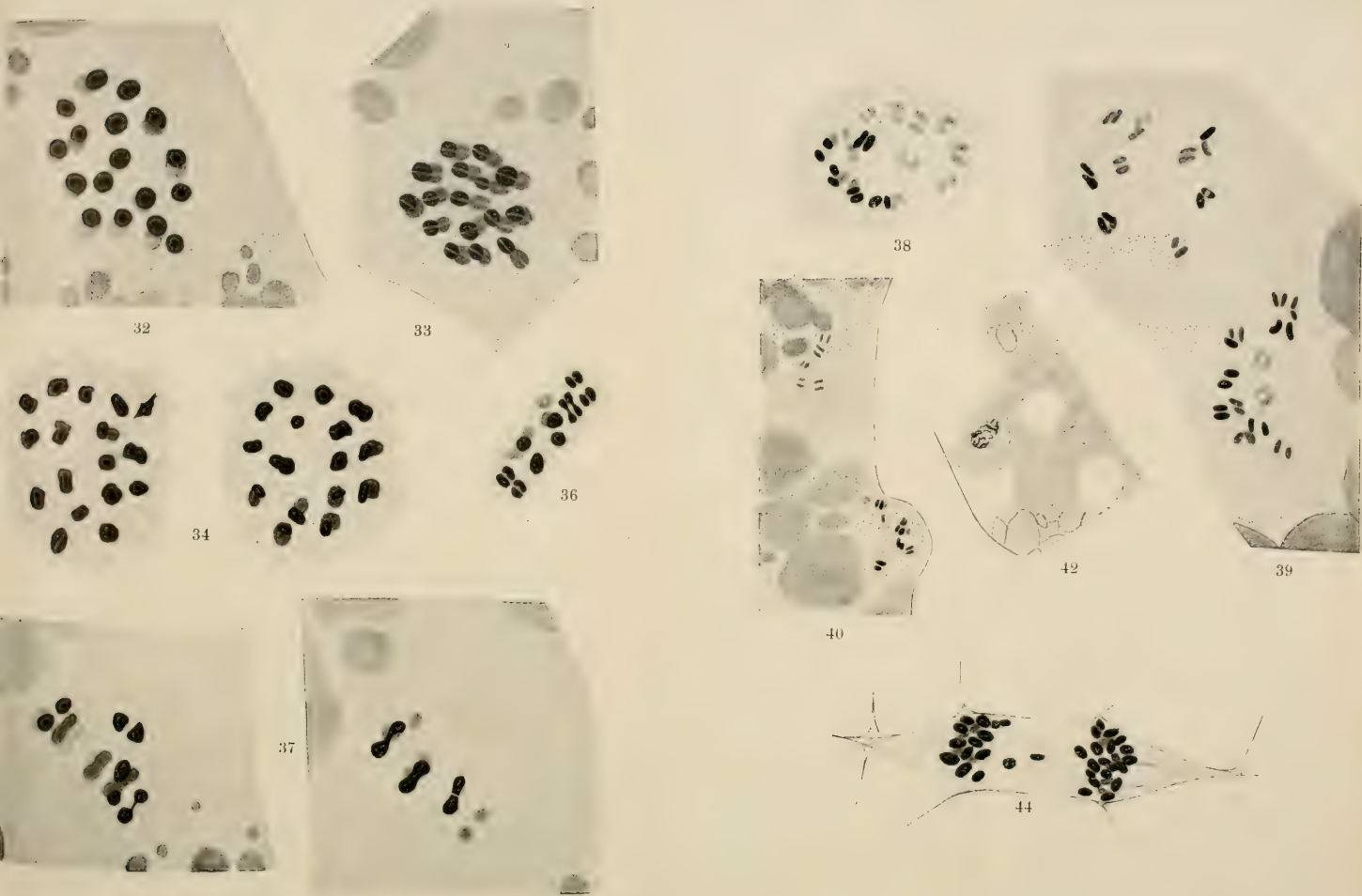
34



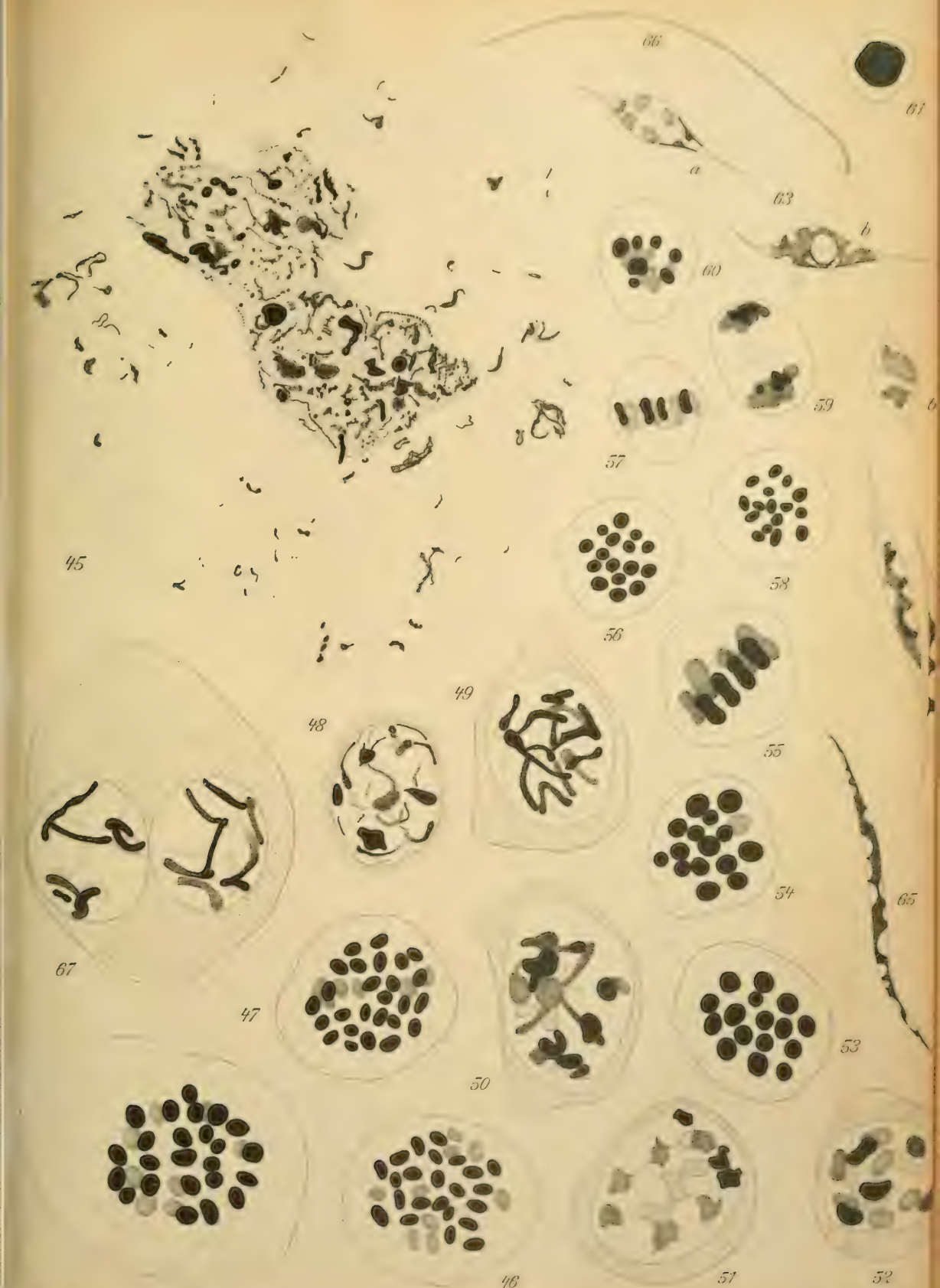
42



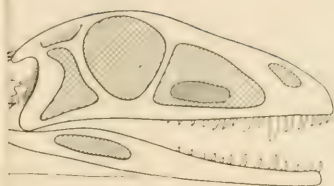
44









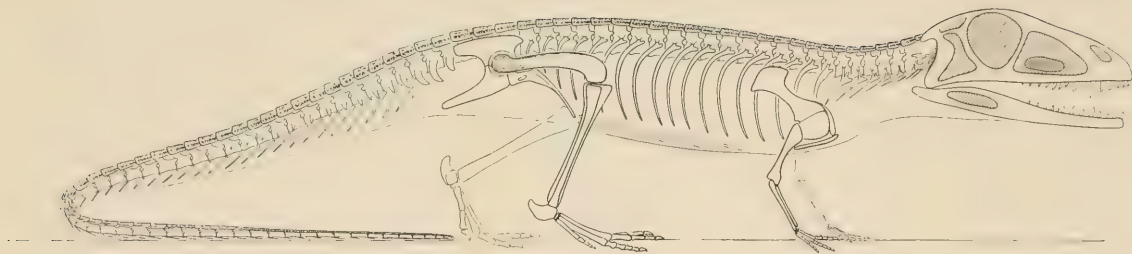


1



2





von Huene: Trias-Reptilien







**ZEITSCHRIFT**  
**FÜR**  
**INDUKTIVE ABSTAMMUNGS-**  
**UND**  
**VERERBUNGSLEHRE**

---

HERAUSGEGEBEN VON

**E. BAUR** (BERLIN), **C. CORRENS** (DAHLEM-BERLIN), **V. HAECKER** (HALLE),  
**G. STEINMANN** (BONN), **R. v. WETTSTEIN** (WIEN)

REDIGIERT VON

**E. BAUR** (BERLIN)

XXV. Band

---

LEIPZIG

VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER

1921



**ZEITSCHRIFT**  
**FÜR**  
**INDUKTIVE ABSTAMMUNGS-**  
**UND**  
**VERERBUNGSLEHRE**

HERAUSGEGEBEN VON

**E. BAUR** (BERLIN), **C. CORRENS** (DAHLEM-BERLIN), **V. HAECKER** (HALLE),  
**G. STEINMANN** (BONN), **R. v. WETTSTEIN** (WIEN)

REDIGIERT VON

**E. BAUR** (BERLIN)

XXV. Band

---

**LEIPZIG**  
**VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER**

1921



Alle Rechte vorbehalten

# Inhalt

## I. Abhandlungen

<b>Blakeslee, Albert F.</b> , A chemical method of distinguishing genetic types of yellow cones in <i>Rudbeckia</i> . . . . .	Seite 211—221
<b>Ernst, Alfred</b> , Die Nachkommenschaft aus amphimiktisch und apogam entstandenen Sporen von <i>Chara crinita</i> . . . . .	185—197
<b>Goldschmidt, Richard</b> , Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen III. Der Melanismus der Nonne, <i>Lymantria monacha</i> L. (Hierzu Tafel 6—8 und 2 Textfiguren) . . . . .	89—163
<b>Haecker, V.</b> , Weitere phänogenetische Untersuchungen an Farbenrassen .	177—184
<b>Haniel, Curt B.</b> , Variationsstudie an timoresischen <i>Amphidromus</i> -arten. (Mit 5 Tafeln, 27 Textfiguren, 5 Tabellen und einem Anhang mit den Schalenmaßen) . . . . .	1—88
<b>Ubisch, G. v.</b> , III. Beitrag zu einer Faktorenanalyse von Gerste . . . .	198—210

## II. Kleinere Mitteilungen

<b>Alverdes, Friedrich</b> , Zum Begriff der Scheinvererbung. (Mit 3 Figuren) .	164—169
<b>Lenz, F.</b> , Kann eine quantitative Fluktuation von Erbfaktoren von wesentlicher Bedeutung für die Artbildung sein? . . . . .	169—175
<b>Lenz, F.</b> , Über spontane Fremdbefruchtung bei Bohnen mit Bemerkungen zur Psychologie und Erkenntnistheorie der biologischen Forschung .	222—231
<b>Lenz, F.</b> , Zur weiteren Fragestellung über die Befruchtungsart der Bohnen	251—253
<b>Schiemann, E.</b> , Fremd- und Selbstbefruchtung bei Bohnen nach Ausleseversuchen . . . . .	232—251

## III. Referate

<b>Correns, C.</b> , 1920, Die geschichtliche Tendenz der Keimzellen gemischtgeschlechtiger Pflanzen (Schiemann) . . . . .	255
<b>Hagem, Oscar</b> , Arvelighets-Forskning. En Oversigt over nyere resultater (Baur) . . . . .	254
<b>Hertwig, Paula</b> , Abweichende Form der Parthenogenese bei einer Mutation von <i>Rhabditis pellio</i> (Baltzer) . . . . .	254

SEP 26 1921

	Seite
Ostenfeld, C. Hansen, Kimdannelse uden befrugtning og bastarddannelse hos nogle Kurvblomstrede samt disse forholds betydning for formernes constans (Tischler) . . . . .	176
Wettstein, F. v., 1920, Künstliche haploide Parthenogenese bei Vaucheria und die geschlechtliche Tendenz ihrer Keimzellen (Schiemann) . . .	255

#### IV. Neue Literatur . . . . . (1)—(66)

#### V. Verzeichnis der Autoren, von welchen Schriften unter der Rubrik „Neue Literatur“ angeführt sind

Adametz, L. 12. 18.-28.	Benedict, A. L. 25.
Adams, C. C. 22.	Berckhemer, Fr. 38.
Afzelius, K. 25.	Bergman, E. 18.
Airaghi, C. 40. 49. 59.	Berry, E. B. 64.
Åkerman, Å. 7.	Berry, E. W. 31. 63.
Allard, H. A. 7.	Bertrand, P. 64.
Allen, C. E. 25.	Blakeslee, A. F. 1. 7.
Allen, H. A. 46.	Blakeslee, A. F. and Avery, J. A. jr. 7.
Allen, E. J. and Sexton, E. W. 18.	Blakeslee, A. F., Harris, J. A., Warner, D. E. und Kirkpatrick, W. F. 28.
Almquist, E. 1. 29.	Blaringhem, L. 1. 7.
Alverdes, F. 12.	Boas, H. M. 2. 7. 21.
Ameghino, C. 59.	Boedijn, K. 25.
Andersson, E. 54.	Bolton, H. 31. 52.
Andô, H. 7.	Bond, C. 13.
Andree, Jul. 59.	Bongo, F. 31.
Andrews, C. W. 56. 59.	Bonnevie, K. 18.
Anonymus 12. 28.	Bonnier, G. 7. 21.
Anthony, R. 22.	Borissiak, M. A. 46.
Arber, A. 21. 63.	Bornmüller, J. 7. 8.
Aumüller, F. 27.	Boulenger, G. A. 21.
Babcock, E. B. 1.	Boury, E. de 47.
Banta, A. M. 12. 13.	Boussac, J. 40.
Barroso, G. 43.	Bower, O. F., Kerr, J. G. and Agar, W. E. 2.
Barroso, M. J. 43.	Branca, W. 61.
Bartsch, P. 45. 47.	Brandes, M. 18.
Bate, D. 54. 59.	Branson, E. B. 31.
Bateson, W. and Pellew, C. 7.	Branson, G. B. und Greger, D. K. 31.
Bather, F. A. 40. 62.	Braun, F. 22.
Becher, S. 22.	Braun-Blanquet, J. 64.
Beck, R. 63.	Bregger, T. 18.
Becker, J. 25. 27.	Bridges, C. B. 13.
Bell, A. G. 18.	Brožek, A. 8.
Bell, W. B. 1.	le Brockton-Tomlin, J. R. 47.
Benders, A. M. 29.	



- Broili, J. 27.  
 Broom, H. 56.  
 Broom, R. 59.  
 Brown, B. 56. 57.  
 Brown, A. P. und Pilsbry, H. A. 31.  
 Brun, P. de, Châtelet, C., Cossmann, M. 31.  
 Brun, P. de und Vedel, L. 31.  
 Bryn, H. 18.  
 Buchanan, R. E. 21.  
 Buckman, S. S. 44. 49.  
 Bukura, C. 18.  
 Bukowski, G. von 31.  
 Burgeff, H. 8. 25.  
 Burger, O. F. 8.  
 Bulter, A. G. 22.  
 Butler, G. W. 32.  
 Butterworth, E. M. 59.  
 Buwalda, J. P. 59.  
  
 Camp, Chs. L. 57.  
 Canavari, M. 57.  
 Canestrelli, G. 54.  
 Canu, F. 43.  
 Canu, F. und Baßler, S. 43.  
 Caron-Eldingen, v. 8. 27.  
 Carroll, M. 26.  
 Castle, C. C. 2. 13.  
 Castle, W. E. 13.  
 Caullery, M. und Mesnil, F. 22.  
 Cerulli-Irelli, S. 47.  
 Chainé, J. 25.  
 Chandler, A. C. 59.  
 Chapelle, E. H. de 18.  
 Chapman, Fr. 32. 37. 47. 49. 52. 55.  
 Charpiat, M. R. 48.  
 Checchia-Rispoli, G. 40. 46.  
 Cheld, C. 23.  
 Chevalier, M. A. 21.  
 Clark, B. L. 32.  
 Clark, H. L. 41.  
 Clark, Th. H. 40. 44.  
 Clark, W. B. und Twitchell, M. W. 41.  
 Clarke, J. M. 32.  
 Cobbold, E. S. 48.  
 Cockerell, T. D. A. 8. 52.  
 Coëmme, S. 49.  
  
 Cohen Stuart, C. P. 27.  
 Colani, M. 64.  
 Cole, L. J. 28. 29.  
 Cole, L. J. and Ibsen, H. L. 13.  
 Collier, W. A. 28.  
 Collins, G. N. 8.  
 Collot, L. 49.  
 Correns, C. 8.  
 Cossmann, M. 30. 32. 45. 46.  
 Cossmann, M. und Peyrot 32. 48.  
 Cotter, G. P. 37.  
 Cottreau, J. 41.  
 Cottreau, Groth, J., Jodot, P., Lecointre, G. und Lemoine, P. 30.  
 Coulter, M. C. 8.  
 Coulter, J. M. und Coulter, M. C. 2.  
 Cowper Reed, F. R. 33. 34.  
 Crampton, G. C. 23.  
 Cranner, B. H. 8.  
 Crozier, W. J. 2. 13.  
 Crick, G. C. 49.  
 Cumings, E. R. und Galloway, J. J. 43.  
 Cuthbertson, W. 8.  
  
 Dahl, F. 29.  
 Dahlgren, K. V. 25.  
 Dahms, P. 32.  
 Dalimier, H. 48.  
 Dall, W. H. 32. 45.  
 Dammerman, K. W. 13.  
 Daniel, L. 8. 21.  
 Davenport, C. B. 2. 18. 29.  
 Davies, A. M. 30.  
 Davy de Virville, A. 21.  
 Dawson, E. R. 2.  
 Dawson, J. 23.  
 de Angelis d'Ossat 57. 60.  
 Dehorne, L. 23.  
 Dehorne, Y. 38.  
 Demoll, R. 23.  
 Démoly, F., Lambert, J. und Révil, J. 41.  
 Del Campana, D. 57. 60.  
 Depape, G. und Carpentier, A. 64.  
 De Stefano, G. 60.  
 Detlefson, J. A. und Yapp, W. W. 13.  
 Deprat, J. 37.

- Dexter, J. S. 2.  
 Diax Lozano, H. 37.  
 Dickerson, R. E. 32. 45.  
 Diener, C. 32. 50.  
 Doflein, F. 2.  
 Dollfus, G. F. 33.  
 Dollfus, G. F. und Marty 33.  
 Doncaster, L. 23.  
 Douvillé, H. 37. 38. 39. 41. 46.  
 Douvillé, M. H. 33.  
 Douvillé, R. 50.  
 Dowling, D. B. 33.  
 Doyer, J. J. Th. 18.  
 Duarte d'Olivéra, J. 8.  
 Ducloux, E. 8.  
 Duerden, J. 13.  
 Dunbar, C. O. 47.  
 Dunn, L. C. 13.  
 Dupny de Lome, D. E. und Fernandez  
 de Caleyá, D. C. 60.  
 Dürken, B. 13.
- East, E. M. 2. 8. 9.  
 East, E. M. and Park, J. B. 9.  
 Eastman, C. R. 55.  
 Edel, A. 2.  
 Edin, H. 27.  
 Edgeworth, F. Y. 2.  
 Ekstrand, H. 25.  
 Emerson, R. A. 9.  
 Emoto, Y. 9.  
 Engelking, E. 18.  
 English, W. A. 33. 48.  
 d'Erasmus, G. 55.  
 Erdmann, Rh. 13.  
 Estabrook, A. H. 29.
- Fabiani, R. 33. 60.  
 Favre, J. 33. 47. 48.  
 Favre, M. J. 47.  
 Fedde, F. 21.  
 Feldmann, J. 18.  
 Field, R. M. 52.  
 Filliozat, M. 39.  
 Finlayson, A. W. 29.  
 Fischer, E. 2.  
 Fischer, H. 3.
- Fitzpatrick, H. M. 9.  
 Fleischer, M. 9.  
 Florin, R. 25. 64.  
 Forster-Cooper, C. 60.  
 Fortin, R. 33.  
 Fossa-Mancini 50.  
 Fourtau, R. 41.  
 Franz, V. 3.  
 Fraser, A. 9.  
 Fraser, J. S. 18.  
 Freeman, G. F. 9.  
 Frets, G. P. 19.  
 Frentzen, K. 47.  
 Fries, T. C. E. 9. 21.  
 Frisch, K. v. 14.  
 Fritel, R. H. und Vignier, R. 64.  
 Fritsch, K. 3.  
 Fritzsche, H. 39.  
 Frölich, G. 27.  
 Fruwirth, C. 9. 27.  
 Furini, A. 39.
- Gaillard, Cl. 60.  
 Gallastegni, G. A. 9.  
 Gallaud 9.  
 Gates, R. R. 21. 25.  
 Gerber, Ed. 47.  
 Gidley, J. W. 60.  
 Giese, H. 3.  
 Gilmore, Ch. W. 57.  
 Gini, C. 29.  
 Girty, G. H. 33.  
 Glanzmann, E. 19.  
 Gleason, H. A. 9.  
 Gleisberg, W. 3. 9.  
 Göbell, R. und Runge, W. 19.  
 Gomes, J. P. 57.  
 Goldschmidt, R. 3. 14. 23. 26.  
 Gousser, J. 29.  
 Goodale, H. L. 19.  
 Gortani, M. 33.  
 Götze, H. 21.  
 Grandori, L. 64.  
 Grassi, B. and Topi, M. 14.  
 Greco, B. 33.  
 Greger, D. K. 48.  
 Gregory, W. K. 58. 60.

- Grinnell, J. 23.  
 Groß, O. 19.  
 Groves, J. 64.  
 Guébhard, A., Lambert, J. und Repelin, J. 33.  
 Gutherz, S. 3. 26.  
 Guyer, M. F. and Smith, F. A. 23.  
 Hadding, A. 44.  
 Haecker, V. 3.  
 Hagedoorn-La Brand, A. C. and Hagedoorn, A. L. 14.  
 Hagedoorn A. L. en A. C. Hagedoorn-van Vorstheuveel la Brand 14.  
 Haldane, J. 3. 14.  
 Hall, E. B. und Ambrose, A. W. 33.  
 Hammarlund, C. 27.  
 Hammarsten, O. D. 23.  
 Hance, R. T. 14. 26.  
 Hanström, B. 23.  
 Harland, S. C. 9.  
 Harmer, F. W. 33. 45.  
 Harris, J. A. 9.  
 Harris, J. A. and Avery, B. T. jr. 9.  
 Harris, J. A. and Benedict 25.  
 Harrison, J. 14. 23.  
 Harvey, E. B. 25.  
 Haughton, S. H. 57.  
 Hawkins, H. L. 30. 41.  
 Hay, O. P. 60.  
 Hayasaka, J. 38. 39. 64.  
 Hayes, H. K. 27.  
 Haynes, W. P. 44.  
 Hays, F. A. 14.  
 Hayward, P. S. 9.  
 Heilig, M. 9.  
 Heine, L. 19.  
 Hennig, E. 55.  
 Henning, H. 29.  
 Heribert-Nilsson, N. 9. 10. 27.  
 Hernandez-Pacheco, E. 33. 39. 54. 60.  
 Héron-Allen 38.  
 Herrman, C. 3.  
 Hertwig, G. 26.  
 Hertwig, G. und P. 14. 26.  
 Hertwig, O. 3.  
 Hertwig, P. 14. 26.  
 Heymann, A. 19.  
 Hildén, K. 19.  
 Hind, W. 50.  
 Hoffmann, H. 29.  
 Holmberg, O. R. 10.  
 Hooker, H. D. 3.  
 Hooley, R. W. 57.  
 Horst, M. 25.  
 Houwink, R. Hzn. 3.  
 Hovasse, R. 26.  
 Howchin, W. 66.  
 Hoyermann, Th. 50.  
 Huene, F. von 57.  
 Humbert, E. P. 3.  
 Hundt, R. 39.  
 Huntington, G. S. 3. 23.  
 Hussakof, E. 55.  
 Ibsen, H. L. 14.  
 Ikeno, S. 10.  
 Iredale, T. 45.  
 Ishikawa, M. 25.  
 Ivana, E. 47.  
 Jackson, J. W. 44. 60.  
 Jackson, J. U. 52.  
 Jackson, H. Tr. 41.  
 Janchen, E. 21.  
 Jennings, H. S. 3. 4.  
 Johnson, Th. 64.  
 Joleaud, A. 52.  
 Joleaud, L. 60. 61.  
 Jollos, V. 15.  
 Jones, D. F. 4. 10.  
 Jones, D. F. und Fitley, W. D. 4.  
 Josselin de Jong, R. 4.  
 Just, G. 15.  
 Kammerer, P. 4.  
 Kappert, H. 10.  
 Keller, C. 23.  
 Kemna, Ad. 38.  
 Kennard, A. S. und Woodward, B. B. 46. 48.  
 Key, W. E. 29.  
 Khek, E. 10.



- Kilian, W. 50.  
 Kilian, W. und Reboul, P. 50.  
 Kindle, E. M. 33.  
 King, H. D. 15.  
 Kirk, Edw. 41.  
 Klebahn, H. 21.  
 Klinkert, D. 19.  
 Knibbs, G. H. 4.  
 Kohn, E. 29.  
 Koiwai, K. 64.  
 Kooiman, H. N. 4.  
 Kolthoff, K. 15.  
 Koltonski, H. 19.  
 Kooy, T. H. 19.  
 Kormos, T. 31. 33.  
 Kozlowski, A. 44.  
 Kranichfeld, H. 4.  
 Kraepelin, H. 21.  
 Kretschmer, E. 19.  
 Kristensson, R. K. 28.  
 Kroon, H. M. 15.  
 Kroon, H. M. en Plank, G. M. v. d. 4.  
 Kryschtofowitsch, A. 65.  
 Kuiper, K. jr. 15.  
 Küpfer, M. 23.  
 Kuwada, Y. 21. 26.  
 La Maréa, F. 10.  
 Lambe, L. M. 55. 57. 58.  
 Lambert, J. 41.  
 Lameere, A. 52.  
 Lancefield, D. E. 15.  
 Landerer, J. 31.  
 Landis, E. M. 15.  
 Landolt, M. 19.  
 Lang, W. D. 43.  
 Lange, W. D. und Schippers, J. C. 19.  
 Lankester, R. 4.  
 Larger, R. 31.  
 Laughlin, H. H. 19. 26. 30.  
 Lebius, F. 30.  
 Lecointre, G. 48.  
 Leigh-Sharpe, W. H. 23.  
 Lehmann, E. 4.  
 Lemoine, P. 65.  
 Leuz, F. 4. 19.  
 Lesagé, P. 10.  
 Lesne, P. 52.  
 Levinstein, O. 19.  
 Levy, F. 26.  
 Lillie, R. S. 4.  
 Lingelsheim, A. 19.  
 Lippincott, W. A. 4.  
 Lissajous, M. 30.  
 Little, C. C. 4. 15. 19.  
 Lluega, F. G. 34.  
 Lóczy, L. von 38.  
 Loeb, L. 15. 19. 23.  
 Löhlein, W. 20.  
 Longman, H. A. and White, C. T. 10.  
 Longstaff, J. (geb. Donald) 48.  
 Lönnerberg, E. 16.  
 Los Angeles County Museum 34.  
 Lotsy, J. P. 4. 5. 10.  
 Love, H. H. and Craig, W. T. 10.  
 Love, A. G. and Davenport, C. B. 30.  
 Lovisato, D. 12.  
 Lull, R. S. 31. 34. 54. 58.  
 Lundborg, H. 20. 30.  
 Lundquist, G. 65.  
 Lüthy, J. 34.  
 MacDowell, E. C. 16.  
 MacDowell, E. C. and Vicari, E. M. 16.  
 Macfarlane, J. M. 5. 31.  
 Maillieux, E. 39.  
 Maire, V. 48.  
 Malinowski, E. 10.  
 Mancini, E. F. 50.  
 Mansfield, W. C. 16.  
 Mansing, H. 44.  
 Mansuy, H. 34.  
 Mansuy, M. 50.  
 Mariani, E. 50.  
 Marshall 34. 48.  
 Marshall, P. 50.  
 Martin, B. 34.  
 Martin, K. 34.  
 Martinotti, A. 38.  
 Matthew, W. B. 54. 58. 61.  
 Matthew, D. und Granger, W. 61.  
 Matson, Ch. und Berry, Edw. W. 61.  
 Matsumoto, H. 58. 61.  
 Maury, C. J. 35.

- Mayas, G. 65.  
 McEwan, E. D. 44.  
 McLean, F. H. 39.  
 McLearn, F. H. 34.  
 Meek, C. F. U. 26.  
 Mehl, M. G. 58.  
 Mehl, C. und Schwartz, G. M. 58.  
 Meirowsky, E. v. 5.  
 Meli, R. 61.  
 Merriam, J. C. 61. 62.  
 Merriam, J. C., Stock, Ch. und Moody, L. 62.  
 Metz, G. W. 26.  
 Meunier, F. 52.  
 Mez, C. und Kirstein, K. 22.  
 Miller, L. H. 59.  
 Mitscherlich, E. A. 11. 28.  
 Miyazawa, B. 11.  
 Mjoën, A. 30.  
 Moberg, J. C. 53.  
 Molisch, H. 5.  
 Moody, Cl. L. 35.  
 Morellet, L. und J. 65.  
 Morgan, J. de 35.  
 Morgan, P. G. 35.  
 Morgan, T. H. 16.  
 Morgan, T. H. and Bridges, C. B. 16.  
 Morgan, T. H., Sturtevant A. H. and Bridges, C. B. 5.  
 Morgan, T. H., Sturtevant, A. H., Müller, H. S. and Bridges, C. B. 5.  
 Monterosato, Marchese di, 46.  
 Muller, H. J. 5. 16.  
 Musper, Fr. 65.  
 Nabours, R. K. 16.  
 Neuweiler, E. 22.  
 Newman, H. H. 16.  
 Newton, E. T. 62.  
 Newton, R. B. 35. 44. 46. 48.  
 Nicolesco, C. und Debeaupnis 51.  
 Nicolescu, C. 51.  
 Nidel, Friedr. 65.  
 Nilsson-Ehle, H. 11.  
 Nohara, S. 11.  
 Nomland, J.-O. 35. 39. 46.  
 Nonidez, J. F. 26.  
 Oakley, R. and Garver, S. 28.  
 O'Connell, M. 39.  
 Ohly, C. 16.  
 Olsson, A. 35.  
 Onetti, A. 51.  
 Onslow, H. 16.  
 Oppenheim, P. 35. 47.  
 Orton, W. A. 5.  
 Osborn, H. F. 31. 54. 62. 65.  
 Osburn, R. C. 43.  
 Ostenfeld, C. H. 22.  
 Packard, E. L. 47.  
 Pallary, M. P. 48.  
 Parona, C. F. 35. 47.  
 Paudler, F. 63.  
 Payne, F. 16.  
 Pearl, R. 16. 25. 28.  
 Pearl, R. and Patterson, S. W. 16.  
 Pelseneer, P. 16.  
 Percival, F. A. 44.  
 Perez de Barradas, J. 63.  
 Peter, J. 22. 26.  
 Peters, J. 28.  
 Petitclerc, P. 35. 51.  
 dal Piaz, G. 59.  
 Pieragnoli, L. 55.  
 Pilgrim, G. E. 62. 63.  
 Pitt, Fr. 28.  
 Plank, G. M. v. d. 16.  
 Ploetz, A. 30.  
 Plunkett, C. R. 5.  
 Poll, H. 17. 27.  
 Popenoe, P. and Johnson, R. H. 50.  
 Portis, A. 62. 63.  
 Post, L. v. 65.  
 Priem, F. 54. 55. 56.  
 Principi, P. 51. 56.  
 Procháska, J. Sv. 31. 65.  
 Pruvost, P. 35.  
 Punnett, R. C. 5. 17.  
 Putnam, E. 30.  
 Ramström, M. 63.  
 Rathbun, M. J. 53.  
 Rasmuson, J. 11.  
 Raum, J. 28.  
 Raunkiaer, C. 11.

- Ravn, F. K. 28.  
 Raymond, P. E. 24. 53.  
 Reed, C. 42.  
 Reed, F. R. C. 36. 53.  
 Reed, H. D. 24.  
 Reinke, J. 5.  
 Renner, O. 5.  
 Repelin, J. 63.  
 Rew, W. 42.  
 Riabinin, M. A. 58.  
 Richter, Rud. 53.  
 Rickards, E. and Jones, F. W. 17.  
 Riddle, O. with Lawrence, J. V. 24.  
 Riley, E. F. 17.  
 Rittershaus, G. 20.  
 Robbins, R. B. 5.  
 Roberts, E. 28.  
 Roberts, H. 5. 11.  
 Robinson, W. J. 39. 48.  
 Roepke, W. 6.  
 Rogers, J. und Woodward, A. 56.  
 Rollier, L. 36. 45.  
 Romell, L. G. 6. 26.  
 Romero, A. A. 63.  
 Rosen, F. 22.  
 Rosén, S. 66.  
 Rosenberg, O. 26.  
 Rößle, R. 20.  
 Ruedemann, R. 31. 36.  
 Runnström, J. 6.  
 Rzehak, A. 36.  
 Sakamura, T. 26.  
 Salaman, R. N. und Lesley, J. W. 16.  
 Salfeld, H. 51.  
 Salisbury, E. J. 11.  
 Sangiorgi, D. 65.  
 Sauvage, H. E. 51. 58.  
 Savornin, M. J. 48. 56.  
 Scalia, S. 36.  
 Schaede, R. 22.  
 Schallmeyer, W. 30.  
 Schermers, D. A. 6.  
 Schindewolf, O. H. 51.  
 Schips, M. 22.  
 Schmid, G. 17.  
 Schmidt, B. 30.  
 Schrader, F. 27.  
 Schrödinger, R. 22.  
 Schubert, R. 38.  
 Schuckert, Ch. 39. 42. 53.  
 Schucht, F. 63.  
 Schultz, A. H. 20.  
 Schultz, E. S. and Folsom, D. 11.  
 Schulz, A. 22.  
 Schuscik, O. 20.  
 Seidlitz, W. v. 58.  
 Sellnick, M. 53.  
 Serko, A. 20.  
 Seyster, E. W. 24.  
 Shufeldt, R. W. 59.  
 Shull, A. T. 14.  
 Sibly, T. F. 45.  
 Siegel, P. W. 20.  
 Sinha, S. 20.  
 Sinnot, E. W. 16. 22.  
 Sirks, M. J. 6. 11.  
 Sirks, M. J. en Byhouver, J. 22.  
 Slonaker, J. R. 24.  
 Small, C. P. 17.  
 Small, J. 22.  
 Smith, J. P. 51.  
 Snell, K. 22. 28.  
 Sô, M. und Imai, Y. 17.  
 Söderström, A. 24.  
 Spath, L. F. 51.  
 Spencer, W. K. 42.  
 Spitz, A. 36.  
 Stakman, E. C., Parker, J. H. and  
 Piemeisel, F. J. 11.  
 Stanton, T. W. 36. 46.  
 Starck, v. 20.  
 Stefanini, G. 36. 42. 48.  
 De Stefano, G. 54. 55.  
 Stefanescu, S. 24.  
 Steiger, P. 51.  
 Steinach, E. 17. 20. 24. 25.  
 Steinach, E. und Kammerer, P. 24.  
 Steiner, H. 24.  
 Stensiö, E. A. 36. 56.  
 Stephenson, L. W. 36. 39.  
 Stephanescu, S. 63.  
 Sterzel, J. T. 66.  
 Stieve, R. 6.



- Stirling, E. C. 59.  
 Stock, Ch. 63.  
 Stockard and Papanicolaou 24.  
 Stolley, E. 51. 56.  
 Stomps, T. J. 11.  
 Stopes, M. C. 66.  
 Stout, A. B. 11.  
 Stout, A. B. and Bous, H. M. 11.  
 Stoyanow, A. 54.  
 Strasser, H. 6.  
 Straub, M. 20.  
 Strauß 66.  
 Study, E. 6.  
 Sumner, F. B. 6. 17.  
 Swingle, W. W. 6.  
  
 Täckholm, G. 26.  
 Takezaki, Y. 11.  
 Tedin, H. 12.  
 Teichmann, E. 6.  
 Teilhard de Chardin, P. 54.  
 Tejervary, G. J. de 31.  
 Terao, H. 12.  
 Thomson, J. A. 45.  
 Tobler, A. 38.  
 Toldt, K. jun. 24.  
 Tornau 28.  
 Trauth, F. 43.  
 Trueman, A. E. 52.  
 Tschermack, E. v. 12. 28.  
 Twenhofel, W. H. 36.  
  
 Ubisch, G. v. 6.  
 Urban, J. 28.  
  
 Valette, D. A. 42.  
 Vallois, H. 63.  
 Vallois, H. V. 24.  
 Vickham, H. F. 53.  
 Vidal, L. M. 36. 49. 56. 58.  
 Vinassa de Regny, P. 36. 39. 43.  
 Vinci, F. 6.  
 Virchow, H. 20. 25.  
 Vogt, A. 17. 20.  
 Vossius, A. 20.  
 Vredenburg, E. W. 47.  
 Vries, E. de 12.  
 Wade, Br. 49.  
  
 Walcott, Ch. B. 66.  
 Walcott, Ch. D. 53. 66.  
 Walcott, C. E. 36.  
 Wanner, J. 42.  
 Wasmann, E. 24.  
 Waters, A. W. 44.  
 Watson, M. S. 66.  
 Weatherwax, P. 6. 12. 22.  
 Weber, F. P. 20.  
 Weiler, W. 56.  
 Weinberg, W. 40.  
 Wenz, W. 49.  
 Westenhöfer 20.  
 Wettstein, F. v. 12.  
 Wettstein, R. 6.  
 Whiting, P. W. 17.  
 Whitman, C. O. 24.  
 Whitney, F. L. 42.  
 Williams, H. S. 45.  
 Wilson, A. E. 45.  
 Wilson, E. B. and Morgan, T. H. 6.  
 Wiman, C. 36. 58.  
 Winge, O. 17.  
 Winkler, H. 6.  
 Withers, Th. 53. 54.  
 Wolk, P. C. v. d. 6.  
 Woltereck, R. 17.  
 Wood, E. 42.  
 Woods, H. 31. 37.  
 Wriedt, Chr. 6.  
 Wright, J. 37. 42.  
 Wright, S. 17.  
 Wurm, A. 37.  
 Wynhausen, O. S. und Elzas, M. 20.  
  
 Yabe, H. 37. 38. 39.  
 Yabe, H. und Koiwai, K. 66.  
 Yampolski, C. 12.  
 Yehara, Sh. 47. 66.  
 Yermoloff, N. 38.  
  
 Z. 6.  
 Zade, A. 28.  
 Zeleny, C. 6. 17. 18.  
 Ziegler, A. 12. 28.  
 Zorn, B. 20.  
 Zuffardi, P. 52.



# Variationsstudie an timoresischen Amphidromusarten.

Von Curt B. Haniel.

(Mit 5 Tafeln, 27 Textfiguren, 5 Tabellen und einem Anhang mit den Schalenmaßen.)

(Eingegangen 15. Dezember 1919.)

## Inhalt.

	Seite
I. Einleitung . . . . .	2
II. Kurze Charakteristik der Schnecken der einzelnen Fundplätze . . . . .	5
A. Taiosapi . . . . .	5
B. Ofu . . . . .	6
C. Lili . . . . .	7
D. Amarassi . . . . .	7
E. Niki . . . . .	8
III. Die Schale . . . . .	10
A. Größe und Form der Schale . . . . .	10
a) Die Schalenhöhe . . . . .	10
b) Die Schalendicke . . . . .	11
c) Absolute Schalengröße . . . . .	12
d) Index der Schalenform . . . . .	15
e) Die Maße der Schalenmündung . . . . .	15
f) Mündungsindex . . . . .	17
g) Abstand der Endpunkte der Lippen . . . . .	19
h) Form der Schalenöffnung . . . . .	20
i) Winkel der Mündungsebene zur Schalenachse . . . . .	20
k) Zahl der Schalenwindungen . . . . .	22
B. Farbe und Bänderschmuck der Schale . . . . .	22
a) Taiosapi . . . . .	26
b) Ofu (große Form) . . . . .	28
c) Lili (Oisan, Lili, Tjamplong, Benu) . . . . .	30
d) Amarassi . . . . .	31
e) Niki und Ofu (kleine Form) . . . . .	35
C. Zusammenfassung der Ergebnisse der Schalenuntersuchungen. Vererbungs- theoretische Schlußfolgerungen über die Bänderung der Schnecken	38



	Seite
IV. Der Kiefer . . . . .	40
V. Die Radula . . . . .	45
A. Allgemeine Beschreibung . . . . .	45
B. Zahnzahl . . . . .	45
C. Zahnform . . . . .	49
D. Vergleichsergebnisse . . . . .	55
VI. Der Geschlechtsapparat . . . . .	57
A. Bau des Geschlechtsapparates . . . . .	58
B. Das Flagellum . . . . .	61
C. Der Penis . . . . .	64
VII. Zusammenfassung der Ergebnisse der ganzen Untersuchung . . . . .	69

## I. Einleitung.

Das Material dieser Arbeit stammt von einer Expedition nach Timor (östlichste der kleinen Sundainseln), die von den Geologen Prof. Dr. Wanner, Prof. Dr. Welter und Dr. C. A. Haniel 1911 unternommen wurde. Ich schloß mich an, um zoologisch zu sammeln. Das Ziel, das ich mir steckte, war, die timoresische Fauna im allgemeinen kennen zu lernen, die deshalb interessant ist, weil Timor ein Übergangsgebiet darstellt zwischen asiatischer und australischer Fauna. Da ich auszog mit der Kenntnis der Sarasinschen geographischen Formenketten von Landschnecken — von Prof. Doflein darauf aufmerksam gemacht — und die Sarasinsche Forschungsweise mir ein aussichtsreicher Weg schien, Artbildungsfragen zu lösen, ist es verständlich, daß ich neben dem Sammeln von Säugern, Vögeln, Amphibien und Reptilien mein besonderes Augenmerk auf Landschnecken richtete.

Eine Landschnecke, deren Verbreitungsgebiet hauptsächlich in die Sundainseln und das angrenzende Festland fällt, und die sich durch außerordentliche Variabilität auszeichnet, ist die Gattung *Amphidromus*. Schon längst ist bekannt, daß sie auch auf Timor vorkommt (*Amphidromus contrarius* und *laevis*). Ich fand erstere auch gleich am Landungsplatz Koepang (vergl. Kartenskizze Textfig. 1, die die Reiseroute in punktierter Linie zeigt) und beschloß, dieser Gattung besondere Beachtung zu schenken.

Mit einem reichen Material zurückgekehrt (ca. 1500 Schalen und den Weichteilen von 50 Tieren), versuchte ich die gefundenen Formen einzuordnen in die aus der Literatur bis jetzt bekannten Formen (weit über 100 Arten aus dem malaiischen Archipel). — Die Systematiker teilen diese zahlreichen *Amphidromus*-Arten in zwei große Gruppen ein:

1. eine Gruppe von großen Formen, die rechts oder links gewunden sind,
2. eine Gruppe von kleinen Formen, die nur links gewunden sind.

Meine Timorschnecken gehören der zweiten Gruppe an. Alle Kenner der *Amphidromus*-Systematik sind sich darin einig und sprechen es auch deutlich aus, daß die weitere Einteilung dieser Gruppe in Arten vollständig „willkürlich und Geschmacksache“ sei (Pilsbry, Mousson). Die neuesten Untersucher (Bollinger) reden mit Recht von einem vollständigen Chaos. Deshalb sind auch alle Bemühungen, meine Schnecken in das jetzt herrschende System einzuordnen, zwecklos.

In den folgenden Ausführungen bin ich daher ohne Berücksichtigung der Systematik vorgegangen und habe versucht zu zeigen, wie notwendig es ist, derartig variierendes Material nach anderen Grundsätzen zu verarbeiten, als dies bis jetzt geschah. Geleitet hat mich bei meinen Ausführungen die Arbeit Langs über *Helix nemoralis* und *hortensis*.

Coutagne ist auf ähnlichem Wege für eine große Anzahl von Schnecken vorgegangen. Bevor dasselbe in analoger Weise nicht auch für alle Arten der Gattung *Amphidromus* durchgeführt ist, ist eine zusammenfassende Betrachtung aussichtslos.

Die Untersuchung der timoresischen *Amphidromus* soll den ersten Schritt in dieser Richtung bedeuten.

Die Reise ging, wie schon erwähnt, von Koepang aus. Die übrigen Fundplätze, an denen ich, wie ich damals glaubte, dieselbe Schnecke in anderen Variationen wiederfand, waren: Die Ebene zwischen Oisau und Lili, Tjamplong, Benu, Niki-Niki, Ofu, Weg Ofu-Bele-Taïosapi, Taïosapi und Amarassi Baung. — An allen anderen Plätzen, wo ich oft Tage und Wochen blieb und in der Runde Exkursionen und Bergbesteigungen machte, fand ich keine *Amphidromus*. Die einzelnen Fundplätze sind über dem Westen Timors, wie die Karte zeigt, zerstreut und weit auseinander gelegen. Die Entfernung geht aus dem angegebenen Maßstab der Kartenskizze hervor. In den Zwischenstrecken waren keine Schnecken. Eine ausgesprochene Trennungslinie bildet der Fluß Noimina. Wir wollen später untersuchen, ob er vielleicht als Isolationslinie eine Rolle gespielt hat.

Während der Regenzeit werden die Flüsse in Timor zu reißenden, schwer überschreitbaren Hindernissen. Deshalb mußte meine Sammeltätigkeit in den trockenen Monaten April bis August liegen, da sonst ein Vorwärtkommen durch das Innere unmöglich ist. So kam es, daß





gossen, die Weichteile der Schale entnommen, diese getrocknet und nach Fundplätzen verpackt. Die Weichteile nahm ich nur zum geringen Teil mit, was sehr bedauerlich ist, da ich heute weiß, daß die Weichteile ebenso notwendig gewesen wären wie die Schalen. Dies Versäumen ist zurückzuführen auf die theoretischen Vorstellungen, mit denen ich, meinen Vorgängern folgend, ausgezogen bin.

## II. Kurze Charakteristik der Schnecken der einzelnen Fundplätze.

Die folgende Beschreibung soll keine Diagnose sein, sondern nur die Unterschiede der Schnecken in großen Zügen festlegen, die einzelnen Formen einführen und kurze Notizen über den Fundplatz selbst geben.

### A. Fundplatz Taiosapi.

Flora: Vorwiegend Rotanpalme.

Höhe: Circa 200 m.

Lage: An der Südküste von Timor.

Geolog. Untergrund: Triadische Kalksteine und jurassische Mergel.  
99 erwachsene und 10 junge Tiere.

Die Schnecke von Taiosapi ist die größte und kräftigste der gefundenen Amphidromi, weniger schlank wie die folgenden; sie ist ausschließlich links gewunden, hat auffällig wulstige, stark ausladende, in der Dicke unregelmäßige, weiße Lippen, deren Ränder wenig umgelegt sind. Schalenöffnung: ohrförmig, innen stark porzellanig weiß, offen genabelt. Farbe und Zeichnung: Letzter Umgang bis beide letzten braun bis kastanienbraun getigert auf schmutzig weißem bis zitronengelbem Grunde. Man könnte auch sagen weißlich gelb geflammt. Stets weißes Nahtband, zum mindesten auf letzter Windung. Erste Windungen entweder ungezeichnet schmutzig weiß oder zitronengelb (vergl. Tafel 1, Tier 1—6), oder mit dunklen Tüpfelbändern oder Querbändern oder Längsbändern versehen. Diese können auch auf letzter Windung unter der Tigerung sichtbar sein (Tier 7 und 8 der Tafel). (Schema der verschiedenen Bändrigkeit siehe Textfig. 2, S. 11. Die ersten drei Windungen ungebändert, die vierte quer-, die fünfte tüpfel-, die sechste längsbändrig. Die Figur enthält auch die benutzte Terminologie.)

## B. Fundplatz Ofu.

Flora: Rotanpalme.

Höhe: 860 m.

Lage: Auf dem Bergrücken nach dem Oilwakifluß.

Geolog. Untergrund: Jurassische und kretazische Mergel und Kalksteine.

Hier haben wir zweifellos 2, vielleicht 3 verschiedene Schnecken. Eine Taiosapi-ähnliche und zwei kleinere, die mit den Nikischnecken identisch sind. Wir schließen letztere deshalb hier wie später bei der Besprechung von Ofu aus und nehmen sie zusammen mit der Nikischnecke. Große Ofuschnecke (291 erwachsene und 88 junge Tiere) (vergl. Tafel 2). Ähnlich groß und kräftig, aber etwas schlanker wie die Taiosapiform; ausschließlich links gewunden, stark wulstige, ausladende, unregelmäßige, weiße Lippen, die Ränder meist deutlich umgelegt; ohrförmige Schalenöffnung, die innen stark porzellanig weiß ist. Offen genabelt. Gelegentlich durch den umgebogenen Rand der Columella verdeckt genabelt. Farbe und Zeichnung: Letzte oder beide letzten Umgänge selten schmutzig oder gelblich weiß, meist olivgelb. Dazwischen alle Übergänge, auch bis dunkel olivgrün. Erste Windungen ungezeichnet schmutzig weiß oder ungezeichnet gelblich (Tier 1—7) oder quergebändert (32—34) oder tüpfelbändrig (z. B. 22—27) oder längsbändrig (z. B. 8—19), wobei die Bänder sich bis auf den letzten Umgang erstrecken können. Die Farbe der Zeichnungselemente ist blaubraun; setzen sich diese auf die letzte Windung fort, so werden sie braun; geht hier die Bändrigkeit über in Verschmolzenbändrigkeit (30—34), so erhalten wir braunlilafarbene Schnecken.

## Fundplatz Weg Taiosapi-Bele-Ofu.

Die Verbreitungsgebiete der beiden Fundplätze grenzen aneinander. In dem Zwischengebiet fand ich nur 14 Exemplare (Tafel 1, unterste Reihe 1—5); 12 davon sind typische Ofutiere, zwei ausgesprochene Taiosapitypen. Eine Tatsache jedoch ist auffällig und wohl bedeutungsvoll. Das für Taiosapi typische weiße Nahtband ist an einigen Schalen vorhanden, die man dem übrigen Aussehen nach unbedingt zu Ofu stellen würde (Tier 1, 3, 4, 5, Tier 2 gleicht den Taiosapitieren). Haben wir hier Andeutungen für ein Bastardgebiet oder eine Formenkette?

### C. Fundplatz Lili.

Flora: Lontarpalme.

Höhe: Tjamplong 160 m; Benu 235 m.

Lage: Ebene.

Geolog. Untergrund: Junge Korallenkalke und Mergel.

(112 erwachsene und 87 junge Tiere. Diese stammen aus der Ebene zwischen Oisau und Lili, Lili, dem naheliegenden Tjamplong und Benu. Alle vier sind identisch, vergl. Tafel 3.) Schale kleiner und zarter, in der Form aber im ganzen wie Ofu, ausschließlich links gewunden, schwach ausladende, ziemlich regelmäßige, etwas zurückgebogene lila Lippe: Öffnung ohrenförmig, innen weiß, gelegentlich innen Zeichnung zeigend. Columella stärker umgebogen, daher manchmal verdeckt genabelt. Farbe und Zeichnung: Erste Windungen fleischfarbig, die nächsten schmutzig weiß, die letzte Windung gelb bis grünlich gelb. Auf ersten, manchmal allen Windungen dunkle Quer- oder Tüpfelbänder. Auf der letzten Windung, oft erst ganz unmittelbar vor der Lippe, Verschmolzenbändrigkeit bronzefarbig (32—34), unter der Naht meist ein braunlila Band (28, 31—38).

### D. Fundplatz Amarassi.

Flora: Akaziensträucher.

Höhe: Baung 390 m.

Lage: Gebirgsabfall zur Südküste.

Geolog. Untergrund: Vorwiegend kalkige Gesteine, pliocäne-quartäre Korallenkalke e. c. t.

(220 erwachsene und 93 junge Tiere. Alle aus Baung, 4 von Koepang sind diesen identisch (vergl. Tafel 3 und 4.) Diese Schnecke ist die *Amphidromus contrarius* der Literatur; im ganzen gedrungene Form, porzellanig, solide, stets links gewunden, schwache, regelmäßige, nicht umgelegte weiße Lippe, genabelt bis verdeckt genabelt. Öffnung rund geschweift, innen weiß bei starken Exemplaren, sonst meist äußere Zeichnung innen sichtbar. Grundfarbe fleischfarbig mit dunkelbraunen Zeichnungselementen in allen Variationen: Quer-, Tüpfel-, Längs- und Verschmolzen-Bändrigkeit. Die Farbe der Zeichnungselemente ist dunkelbraun lila. Zwischen diesen Bändern ist die Farbe gelb. Ein Teil der Tiere, gleich suspectus der Literatur (Tafel 3, 1—7), ist elfenbeinweiß bis zitronengelb und hat zwei braunrote Bänder unter der Peripherie. Lippe hier lila.



### E. Fundplatz Niki.

Flora: Akazienbäume.

Lage: Ausgedehntes Plateau.

Höhe: 720 m.

Geolog. Untergrund: Korallenkalk pliocänen Alters.

(101 erwachsene und 143 junge Tiere von Niki; 52 erwachsene und 97 junge Tiere von Ofu (vergl. Tafel 4 und 5.) Kleinste und zarteste Schale, ganz schwache, nicht umgelegte Lippe, genabelt, seltener verdeckt genabelt, links gewunden, zwei rechts gewunden (eines davon ist Nr. 51). Mundöffnung rund geschweift wie *Contrarius*. Farbe und Zeichnung: Grundfarbe weiß, gelb, fleischfarben, rotbraun; ganz ungezeichnet, vorwiegend aber fein tüpfelbändrig mit Übergängen bis zur Quer- oder Längsbänderung. Letztere bei ca. 10 Exemplaren (letzte Reihe Tafel 4) in einer Weise ausgebildet, daß man schon deshalb geneigt ist, diesen Tieren eine Sonderstellung einzuräumen, was sich bei der späteren Untersuchung als berechtigt erweist. Farbe der Zeichnungselemente dunkelbraun; fast immer ein lila Nahtband.

Wer diese Auseinandersetzungen, die ungefähr dem gleichen, was die Systematiker eine Diagnose nennen, sorgfältig vergleicht mit den Schalentafeln, wird wenig erbaut sein. Je sorgfältiger er vergleicht, um so mehr wird er fühlen, namentlich wenn er die Schnecken vor sich hätte, daß kaum eines der angeführten Merkmale der Mannigfaltigkeit, die in Form, Farbe und Zeichnung vorhanden ist, standhält. Aber noch mehr! Trotzdem der Gesamteindruck der einzelnen Fundplätze charakteristisch und prägnant zu sein scheint, wird es nicht schwer sein, bei Taiosapi eine Schale zu finden, die eigentlich nach Ofu gehören könnte — und umgekehrt. Noch leichter wird es sein, bei Ofu Schalen zu finden, die zu Lili passen könnten — und umgekehrt. Die Grenze zwischen Lili und Amarassi ist ebenfalls nicht absolut und die zwischen Amarassi und Niki noch weniger. Nicht zu reden davon, daß man die Jugendformen meist überhaupt nicht auseinanderhalten kann. Somit führt eine vorläufige Bewertung des Schalenmaterials zu der Vorstellung, als hätten wir es in diesen Timorschnecken mit einer Formenreihe zu tun, die von Taiosapi über Ofu, Lili und Amarassi nach Niki verläuft. Die Nachbarglieder haben Übergangsformen. Glied 1 und 3, 2 und 4, 3 und 5 oder noch entferntere Glieder der Kette können nicht mehr verwechselt werden, wenn wir nur die ausgewachsenen Schalen vergleichen. Berücksichtigen wir die Jugendschalen, so können selbst

entfernte Glieder der Kette nicht mehr auseinander gehalten werden. Ob eines der Endglieder Ausgangspunkt dieser Entwicklung ist oder ob von einem Zwischenglied die Entwicklung nach zwei Seiten sich richtete, ließe sich natürlich nicht entscheiden. Ob wir es gar mit einer wirklichen genetischen Formenkette zu tun haben, wäre noch schwerer zu entscheiden. Jedenfalls hätten wir dann eine genetische Formenkette, wenn in mehreren Unterscheidungsmerkmalen die Reihe Taiosapi—Niki in Erscheinung treten würde.

Wir erwähnten, daß die einzelnen Fundplätze weit getrennt sind und in den Zwischenstrecken, mit Ausnahme von Ofu—Taiosapi, keine Schnecken gefunden wurden. Diese Tatsache machte es uns verständlich, daß die einzelnen Fundplätze relativ geschlossen sind. Eine andere Feststellung aber macht stutzig und könnte dafür sprechen, daß der Gedanke einer genetischen Formenkette aufzugeben ist. Ofu hat, wie schon erwähnt, zwei Formen, wovon die eine in genau gleicher Ausbildung in Niki vorkommt. Bei der wechselvollen geologischen Geschichte Timors wäre diese Tatsache jedoch allein kein absolutes Hindernis für die Vorstellung der Formenkette. Sie ist uns in anderer Hinsicht sehr wertvoll. Sie beweist mit Sicherheit, daß den Endgliedern der vermuteten Formenkette (ob eine vorliegt, will die Arbeit untersuchen) der systematische Rang von Arten zukommt, denn Formen, die wir als Bastarde auffassen könnten, gibt es in Ofu nicht.

Außer Ofu ist nun noch ein Fundplatz, nämlich Niki, nicht einheitlich. Wir vermuten es wenigstens. Die Form mit der starken Längsbänderung, Tier Nr. 39 (= Tafel 5, Tier 48) (es ist wohl *Amphidromus laevis* der Literatur) scheint uns sehr verdächtig. Wir haben ihr besondere Aufmerksamkeit zu schenken.

Diese Ausführungen weisen der Untersuchung den Weg. Denken wir die kleine Ofu-Form von Ofu weg, so können wir, wenigstens vorläufig, jeden Fundplatz als Einheit auffassen und in jeder Hinsicht untersuchen, namentlich auf die Frage der Variationsbreite der einzelnen Merkmale, der wir so viel wie möglich statistisch nachgehen wollen. So kommen wir dann dazu, über die Abgrenzung und den möglichen Zusammenhang der mannigfaltigen Formen uns Vorstellungen machen zu können.

Dieser Weg führt auch zu einem Ziel, das uns noch aus einem anderen Grunde erstrebenswert erscheint. Das vorliegende Material zeigt eine solche Fülle von Mannigfaltigkeit, daß es dem Vererbungs-theoretiker einen geradezu idealen Ausgangspunkt zu Experimenten ab-

geben kann. So sind wir auf dem Wege, eine Vorarbeit für experimentelle Untersuchungen zu machen. Von Beginn der Arbeit an war es mein Wunsch, diese Experimente einmal ausführen zu können. Hoffentlich erfüllt er sich noch.

### III. Die Schale.

Bis jetzt wurde von den Systematikern nur oder doch vorzugsweise die Schale beschrieben und verglichen. Da sie augenscheinlich in Farbe, Zeichnung, Form und Größe bei *Amphidromus* außerordentlich variiert, führten die Bemühungen der Systematiker zu einem System, das einem Chaos ähnlich sieht. Sie geben es selbst zu (vergl. Bollinger, 1918) und erkannten auch die Ursache des Mißerfolges. Es war in erster Linie die zu kleine Zahl der Tiere, die den Untersuchern zur Verfügung stand. Aber das ist nicht einmal der Hauptgrund. In erster Linie ist es das geringe Interesse an den Variationen, und gerade diese sollten bei *Amphidromus* besonders in Betracht gezogen werden, was im folgenden geschehen soll.

#### A. Größe und Form der Schale.

Die Maßangaben, die folgen, beziehen sich ausschließlich auf ausgewachsene Schalen, d. h. Schalen mit ausgebildeter Lippe.

##### a) Die Schalenhöhe.

Die Schalenhöhe — gleich Abstand von der Spitze bis zum äußersten Punkte des Mündungsrandes (siehe Textfig. 2) — läßt sich mit einer Schublehre leicht und genau bestimmen. Da mit Ausnahme von Taiosapi bei jedem Fundplatz 100 oder mehr Schalen zur Verfügung waren, bei Ofu fast 300, so dürften die Kurven der Höhenwerte in Textfig. 3 ein zuverlässiger Ausdruck der Variationsbreite sein. Hier wie in allen folgenden Kurven, mit Ausnahme der letzten, enthält die Abszisse die Schalenmaße in mm, die Ordinate die Anzahl der Schalen in Prozenten.

Wie die Kurven zeigen, ist die Variationsbreite innerhalb eines Fundortes und die Transgression zwischen verschiedenen Fundgebieten groß. Die Kurvengipfel aber verschieben sich stark und stehen mit Ausnahme von Lili und Amarassi, die beieinander liegen, deutlich getrennt. Die Höhenmittelwerte betragen für:



Taiosapi . . . .	40,54 mm,	Zahl der Tiere:	56.
Ofu . . . . .	38,44 " ,	" " "	: 273.
Lili . . . . .	33,81 " ,	" " "	: 105.
Amarassi . . .	33,60 " ,	" " "	: 100.
Niki . . . . .	32,25 " ,	" " "	: 99.

## b) Die Schalendicke.

Die Schalendicke ist schwerer zu messen. In der *Amphidromus*-Literatur ist keine Methode gegeben, die zu eindeutigen Resultaten führt. Die Schalendicke ist genau bestimmbar, wenn wir die Schale so in die Schublehre legen, daß auf der der Schalenöffnung abgewandten Seite die beiden letzten Windungen aufliegen und die Mündungsebene senkrecht steht, bei horizontaler Lage der Meßbalken und Schublehre. Die Variationsbreite der Schalendicke ist geringer als die der Schalenhöhe. Deshalb sind auch die Dickenkurven, die die

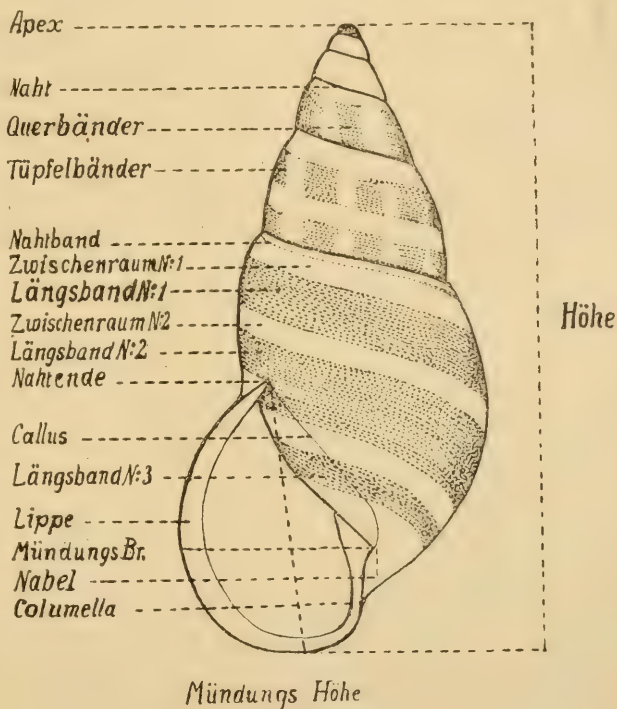


Fig. 2. Schale, vergrößert 2 : 1.

Textfig. 4 gibt, regelmäßiger. Sie transgredieren stark. Die Gipfel aber fallen nicht zusammen. Taiosapi steht wieder an erster Stelle und fällt keineswegs ganz in die Ofukurve wie bei der Höhe. Ofu, Lili und Amarassi unterscheiden sich wenig. Die Mittelwerte der Schalendicke betragen für:

Taiosapi . . . .	16,62 mm,	Zahl der Tiere:	56.
Ofu . . . . .	14,42 " ,	" " "	: 273.
Lili . . . . .	13,14 " ,	" " "	: 105.
Amarassi . . .	14,24 " ,	" " "	: 100.
Niki . . . . .	12,42 " ,	" " "	: 99.

## c) Absolute Schalengröße.

Lang benutzte in seiner *Helix*-Arbeit die Summe von Höhe und Dicke als Ausdruck für die absolute Größe der Schale. Das dürfte auch

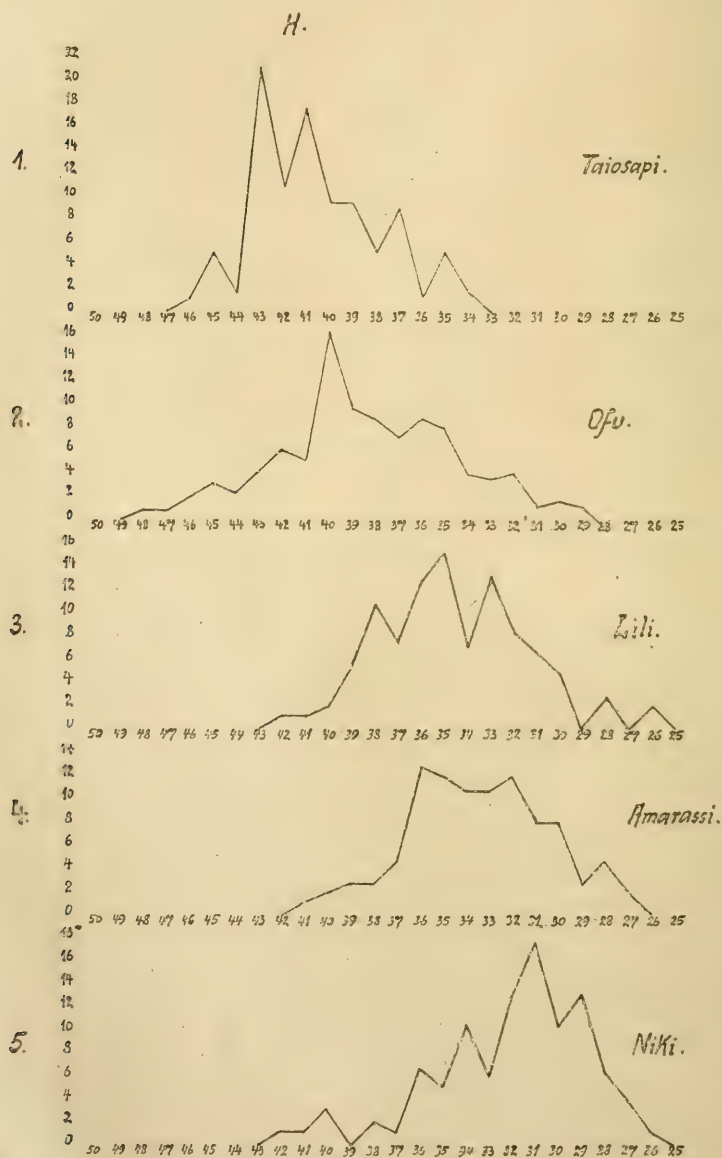


Fig. 3. Variationskurven der Schalenhöhen der verschiedenen Fundplätze.

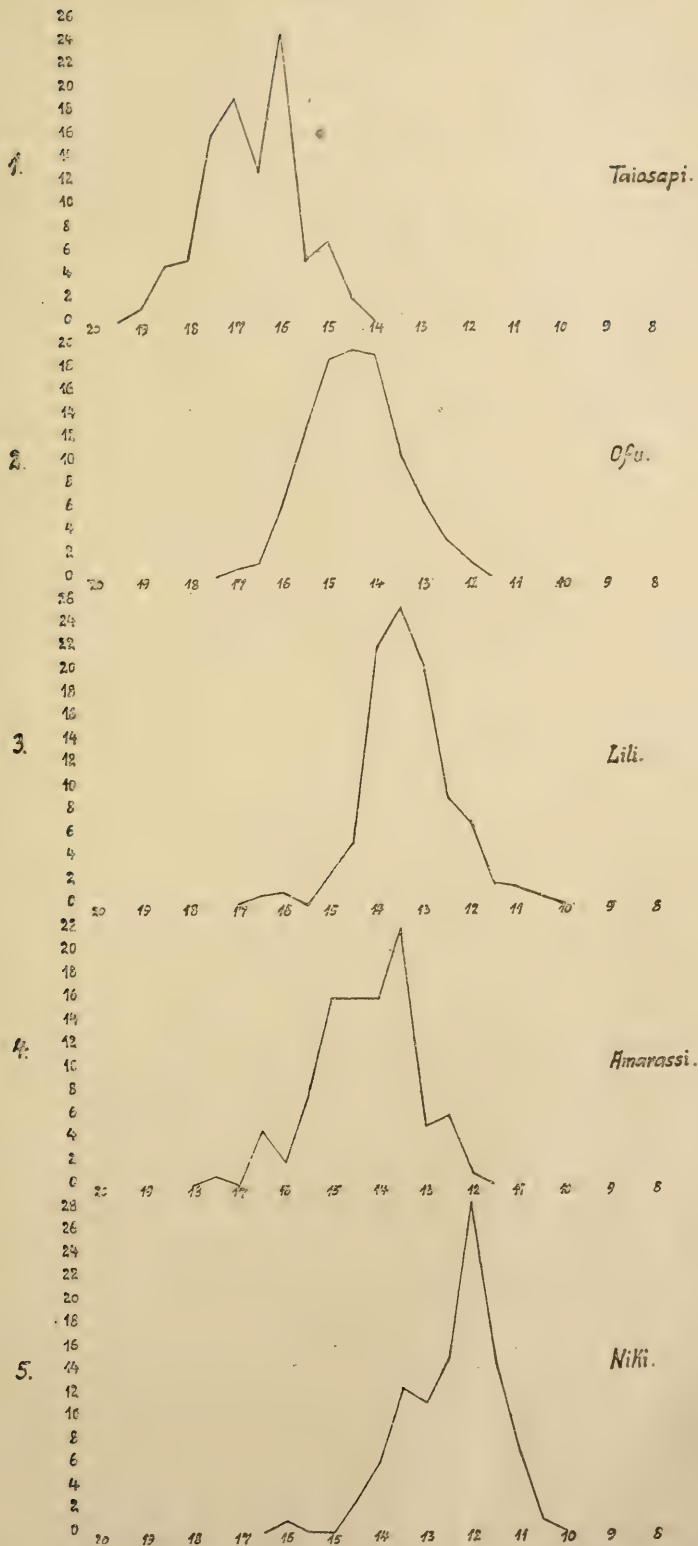


Fig. 4. Variationskurven der Schalendicken der verschiedenen Fundplätze.



für unseren Fall zweckmäßig sein. Die H- + D-Kurven für die einzelnen Fundplätze gibt die Textfig. 5, die versinnbildlicht, wie stark

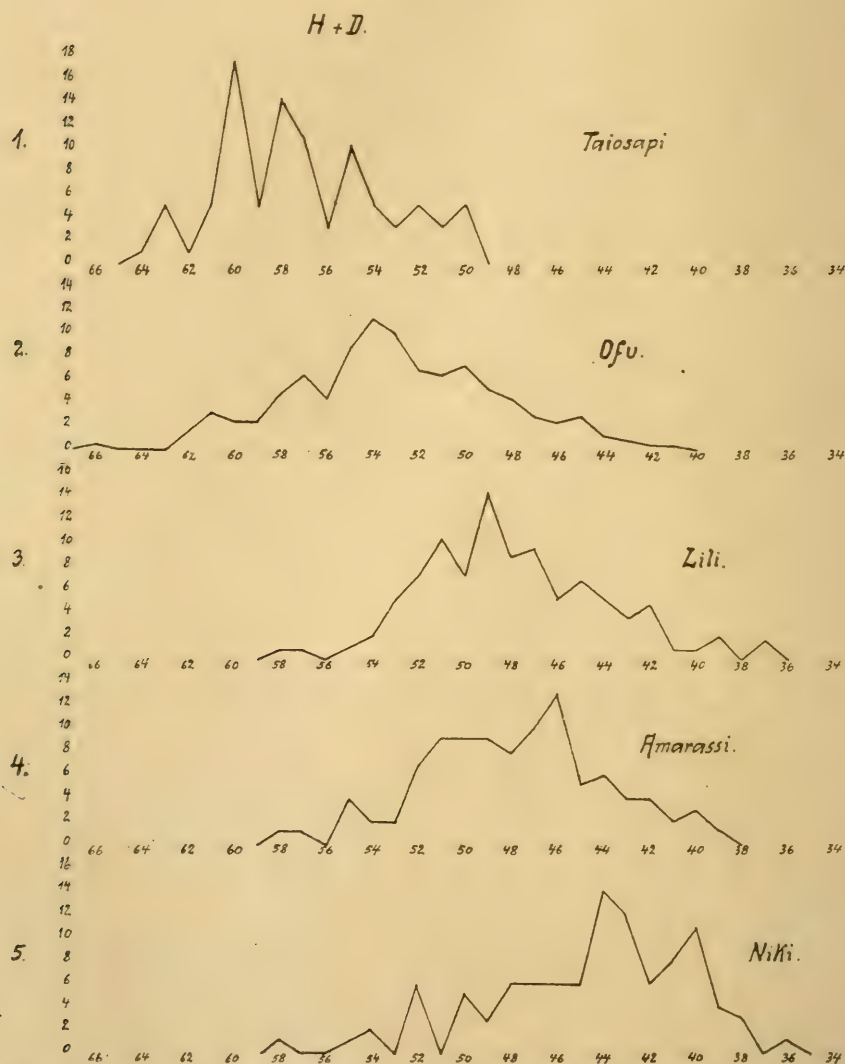


Fig. 5. Variationskurven der absoluten Schalengröße der verschiedenen Fundplätze = Höhe + Dicke.

die Transgressionen sind und wie die Schalengröße abnimmt, der Reihenfolge der Aufzählung der Fundplätze entsprechend. Die Lili- und

Amarassi-Schalen sind fast gleich groß, wenig kleiner die von Niki, was die folgenden Mittelwerte noch klarer zeigen:

Taiosapi . . .	57,16 mm,	Zahl der Tiere wie
Ofu . . . . .	52,86 „ ,	sonst.
Lili . . . . .	46,95 „ ,	
Amarassi . . .	47,84 „ ,	
Niki . . . . .	44,61 „ .	

#### d) Index der Schalenform.

Die beste Vorstellung von der gesamten Schalenform ergibt sich aus einem Vergleich der Schalenhöhe mit der Dicke. Je größer die Dicke im Verhältnis zur Höhe, um so gedrungener natürlich ist die Schale. Wir können dies Verhältnis am besten durch den Quotienten  $\frac{H}{D}$  ausdrücken, den wir Index der Schalenform nennen könnten. Er wird um so kleiner sein, je größer die Dicke der Schale. Die Mittelwerte betragen für

Taiosapi . . .	2,44 mm,	Lili . . . . .	2,57 mm,
Ofu . . . . .	2,67 „ ,	Amarassi . . .	2,36 „ ,
Niki . . . . .	2,59 mm.		

Am schlanksten ist also die Ofu-Schale, dann folgt Niki, Lili, Taiosapi, endlich Amarassi. Selbstverständlich nach dem bis jetzt Gesagten haben wir auch hierin wieder eine starke Variation und große Transgression. Es gibt sehr schlanke Amarassi-Schalen (vergl. A 18 in den Tabellen des Anhanges S. 84 mit einem Index von 1,53) und sehr gedrungene Ofu-Schalen (vergl. Nr. 96 S. 76 mit einem Index 1,48) usw.

Weitere Formenmerkmale können wir nicht zahlenmäßig verfolgen und da wir uns nicht in allgemeinen Ausdrücken verlieren wollen, übergehen wir diese. Erwähnt sei nur noch, daß die Niki-Schalen in der Form am mannigfaltigsten sind. Sie gleichen zum Teil den Amarassi-Schalen, zum Teil ist ihre Naht aber stärker eingedrückt, so daß die Windungen im Profil stark konkav werden. Ferner: Legen wir die Schalen mit der Öffnung nach unten, so fällt uns auf, daß die letzte Windung oft stark nach rechts ausgezogen ist.

#### e) Die Maße der Schalenmündung.

Die Form der Mundöffnung ist ein außerordentlich wichtiges und prägnantes Schalenmerkmal, das oft dann sich brauchbar erweist, wenn

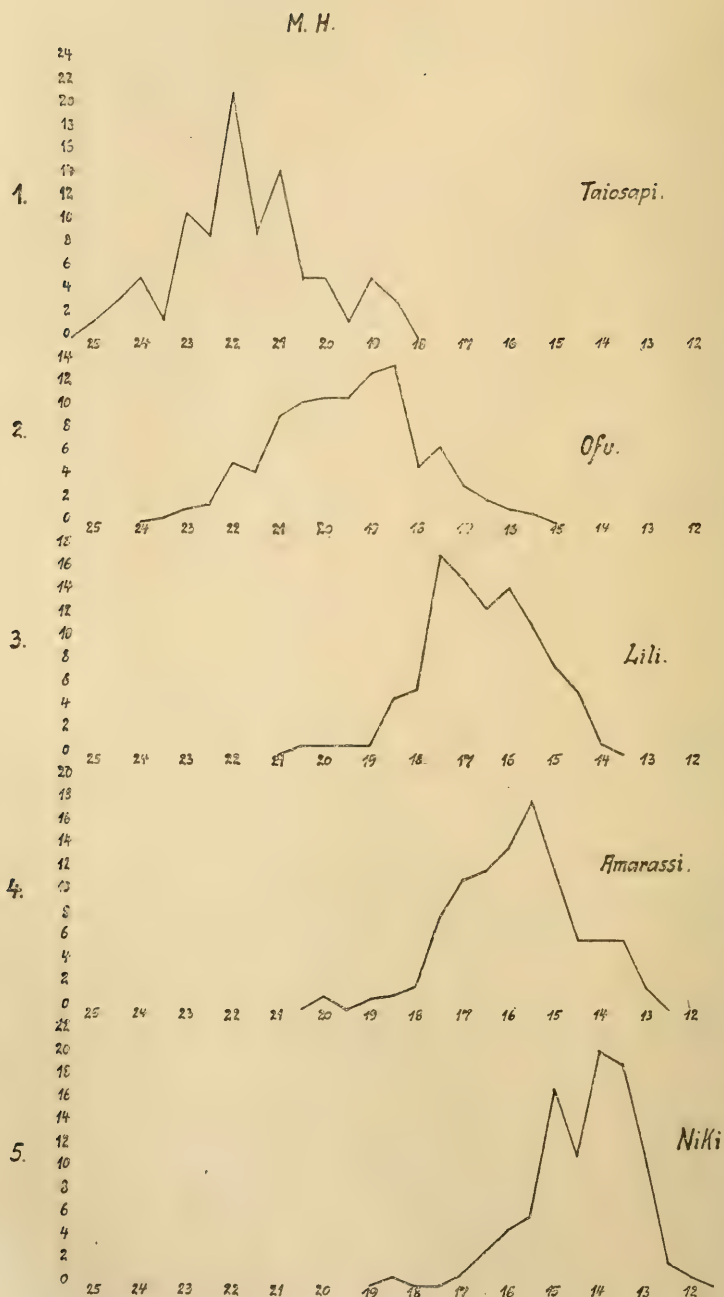


Fig. 6. Variationskurven der Mündungshöhen der verschiedenen Fundplätze.



alle übrigen Unterscheidungsmerkmale versagen. Wir können die Form am besten erfassen und graphisch darstellen, wenn wir Höhe und Breite der Öffnung messen (vergl. Textfig. 2, S. 11). Höhe nennen wir die Entfernung von dem Ende der Naht und zwar vom Außenrand der Lippe bis zum entferntesten gegenüberliegenden Punkt. Diese Messung gibt ziemlich genaue Resultate. Schwer ist die Breite zu bestimmen. Wir messen vom Außenrand der Columella am Nabel senkrecht zur Schalenachse nach dem Außenrand der gegenüberliegenden Lippe.

Mündungshöhe. Die Kurven der Höhe gibt die Textfig. 6. Die Gipfel verschieben sich ungefähr gleichmäßig in der Reihenfolge der Kurven von links nach rechts. Die Taiosapi- und Niki-Kurven transgredieren nur ganz wenig. Die Mittelwerte betragen für

Taiosapi . . .	21,58 mm,	Zahl der Tiere wie
Ofu . . . .	19,65 „ ,	immer.
Lili . . . .	16,27 „ ,	
Amarassi . .	15,79 „ ,	
Niki . . . .	14,21 „ .	

Mündungsbreite. Die Kurvengipfel der Breite (vergl. Textfig. 7) verschieben sich analog von links nach rechts wie bei der Mündungshöhe. Amarassi hat eine etwas größere Mündungsbreite als Lili.

Mittelwerte:

Taiosapi . . .	14,49 mm,	Zahl der Tiere wie
Ofu . . . .	13,21 „ ,	immer.
Lili . . . .	10,48 „ ,	
Amarassi . .	11,26 „ ,	
Niki . . . .	10,34 „ .	

#### f) Mündungsindex.

Einen vorzüglichen Zahlenausdruck für die Form der Schalenöffnung ergibt der Quotient: Mündungshöhe durch Mündungsbreite  $\frac{MH}{MB}$ , den wir Mündungsindex nennen. Je kleiner die Breite im Verhältnis zur Höhe, um so größer der Index und umgekehrt. Die Indiceskurven zeigt die Textfig. 8. Am meisten rechts steht Lili mit dem größten Index. Dann folgen Ofu- und Taiosapi-Kurven, die sich fast decken. Erst links von Taiosapi folgen Amarassi und Niki. Diese Kurvenzusammenstellung ist von großer Bedeutung. Wir werden später auf sie zurückkommen. Die Mittelwerte betragen für

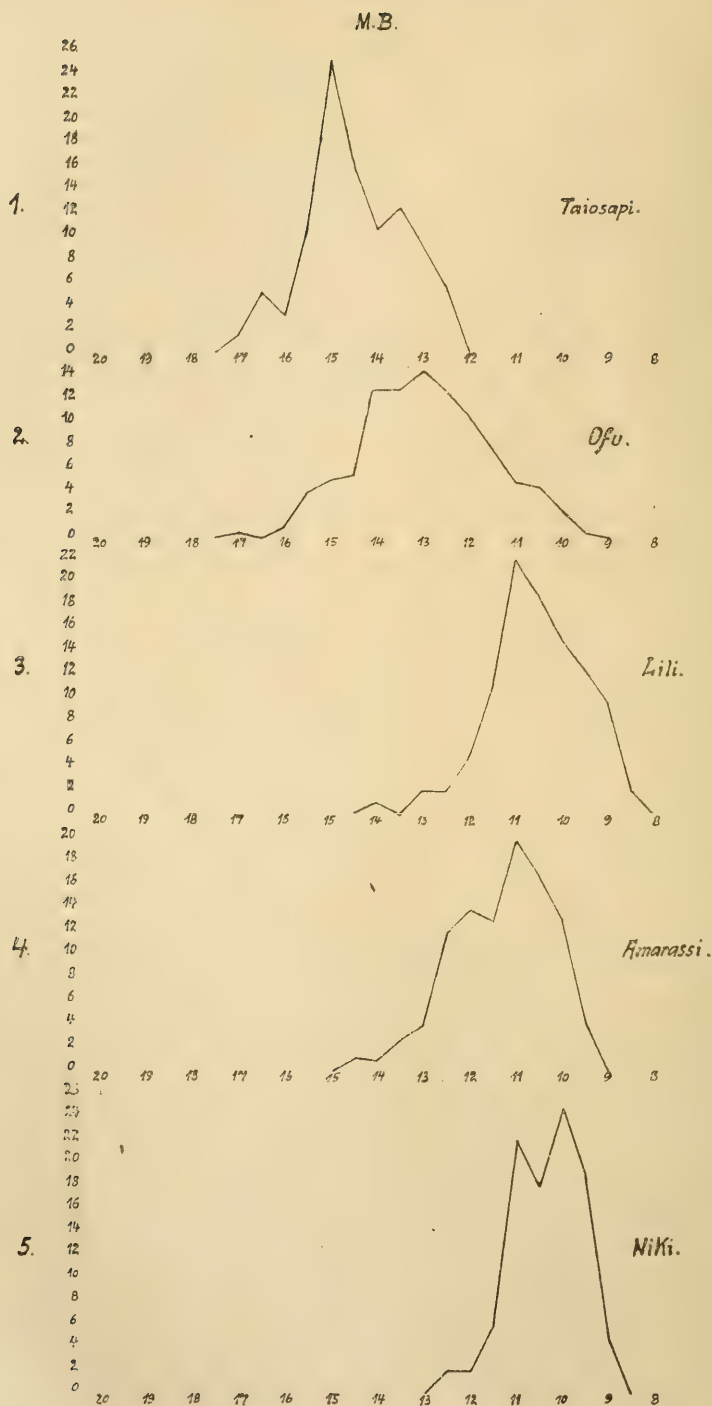


Fig. 7. Variationskurven der Mündungsbreite der verschiedenen Fundplätze.

Taiosapi . . .	1,49 mm,	Zahl der Tiere wie
Ofu . . . . .	1,48 „ „	immer.
Lili . . . . .	1,55 „ „	
Amarassi . . .	1,40 „ „	
Niki . . . . .	1,37 „ „	

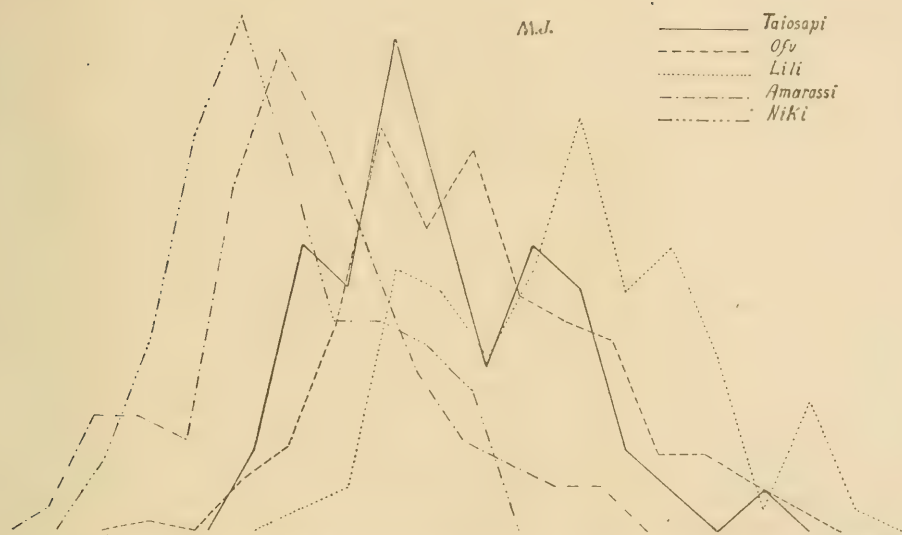


Fig. 8. Variationskurven des Mündungsindex der verschiedenen Fundplätze =  $\frac{M. H.}{M. B.}$

### g) Abstand der Endpunkte der Lippen.

Noch eine weitere Größe, die wir kurz besprechen müssen, ist wichtig. Es ist der Abstand zwischen den Endpunkten der Lippe, gemessen vom Außenrand der Lippe am Nahtende bis zum Außenrand der Columella am Nabel. Mehr als die absoluten Werte interessieren uns hier die Beziehungen zur Mündungsbreite, die der folgenden Zusammenstellung der Mittelwerte zum bequemen Vergleich beigegeben sind.

	Abstand der Endpunkte der Lippen:	Mündungs- breite:
Taiosapi . . .	14,90 mm,	14,49 mm,
Ofu . . . . .	13,85 „ „	13,21 „ „
Lili . . . . .	11,98 „ „	10,48 „ „
Amarassi . . .	11,86 „ „	11,26 „ „
Niki-Niki . . .	10,27 „ „	10,34 „ „



Im großen und ganzen zeigt sich, daß beide Größen wenig verschieden sind. Bei Taiosapi, Ofu und Amarassi ist der Abstand der Lippenendpunkte wenig größer als die Mündungsbreite. Bei Lili aber haben wir eine beträchtlich stärkere Abweichung in derselben Richtung. Nur bei Niki ist umgekehrt die Mündungsbreite etwas größer. Selbstverständlich variiert und transgrediert auch diese Größe wieder sehr stark. (Siehe Tabellen des Anhanges.)

#### b) Form der Schalenöffnung.

In den angegebenen Maßen der Schalenmündung haben wir alle die Werte, die uns in den Stand setzen, ein ziemlich genaues ideelles Bild der Form der Schalenöffnung zu konstruieren. Es bleibt nur noch zu sagen, daß der Winkel zwischen Verbindungslinie der Endpunkte der Lippen und Schalenachse ca.  $30^\circ$  bei allen Fundplätzen beträgt. Damit wir nicht in den Fehler verfallen, durch die vorhandenen Größenunterschiede uns Formverschiedenheiten vortäuschen zu lassen, reduzieren wir alle Werte proportional auf eine gemeinsame Breite. Vergleichen wir die so erhaltenen ideellen Formen (s. Textfig. 9), so können wir feststellen, daß die Form der Schalenöffnung von Taiosapi (T) und Ofu (O) gleich ist; bei Taiosapi ist der Verlauf der Außenlippe an ihrem Anfang vielleicht allgemein etwas konvexer. Was beide Formen in Wirklichkeit unterscheidet, ist nur die Größe, die, wie wir früher zeigten, stark transgrediert. — Am nächsten verwandt diesen beiden ist Lili (L), doch ist hier die ganze Form der Öffnung etwas gestreckter. Trotz dieses Unterschiedes und der Tatsache, daß bei Ofu und Taiosapi die Form der Lippe unregelmäßig, oft fast eckig ist, bei Lili mehr regelmäßig, so haben wir dennoch starke Transgression nach Ofu. Der Form der Schalenöffnung nach könnten wir ohne Bedenken Taiosapi, Ofu und Lili vereinigen, ganz sicher die ersten beiden und die Verschiedenheiten als Standortsvariationen auffassen.

Amarassi (A) ist besser abgegrenzt, die Form der Öffnung ist rundlich, dennoch ist Transgression nach Lili vorhanden, noch mehr aber zwischen Amarassi und Niki, welches eine noch rundlichere Öffnung besitzt.

#### i) Winkel der Mündungsebene zur Schalenachse.

Nicht nur die Form der Schalenmündung ist charakteristisch, auch die Lage zur Schalenachse ist bei den fünf timoresischen Formen verschieden. Wir sind ihr im einzelnen nicht genau nachgegangen, denn

die Messung von je 20 Tieren ergab, daß wir die alte Transgression wiederfinden. Die Mittelwerte aber sind unzweideutig verschieden. Aus der folgenden Zusammenstellung der Variationsbreite und der Mittelwerte ist dies ersichtlich.

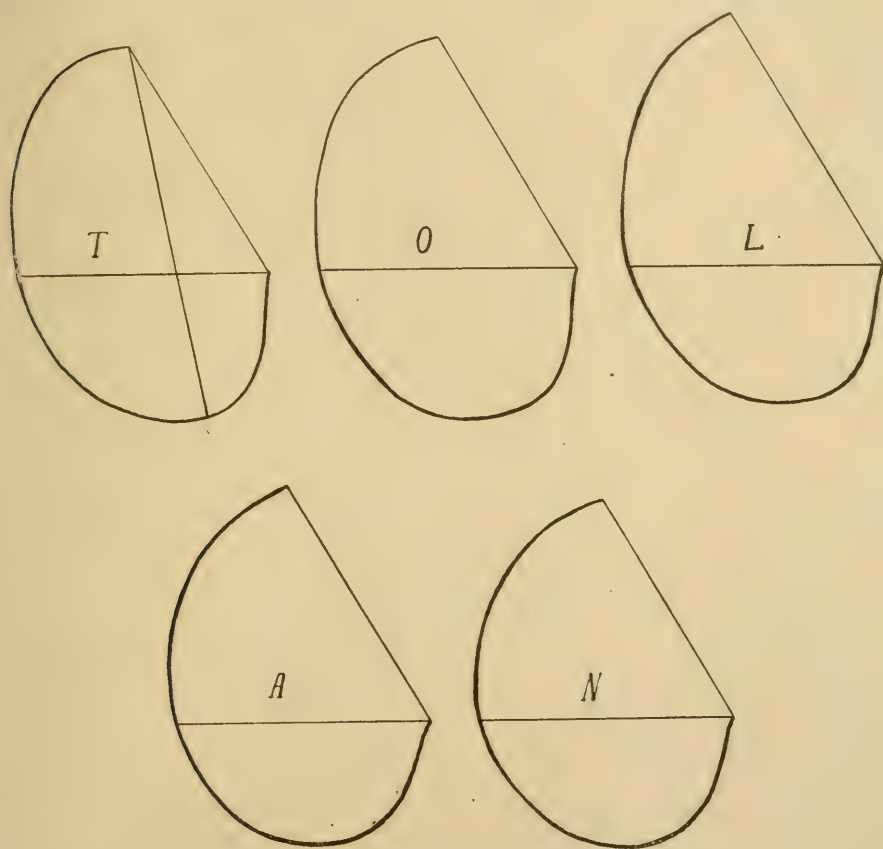


Fig. 9. Form der Schalenöffnung.

T = Taiosapi; O = Ofu; L = Lili; A = Amarassi; N = Niki.

	Variationsbreite:	Mittelwerte:
Taiosapi . . . .	15—20°,	17,25°,
Ofu . . . . .	18—23°,	19,40°,
Lili . . . . .	21—24°,	21,30°,
Amarassi . . . .	20—27°,	23,15°,
Niki-Niki . . . .	20—26°,	22,65°.

## k) Zahl der Schalenwindungen.

Lang hatte in seiner vorbildlichen Arbeit über *Helix nemoralis* und *hortensis* die Zahl der Windungen als nicht charakteristisch und zudem schwer exakt bestimmbar außer Betracht gelassen. Da sie bei *Amphidromus* ziemlich sicher, jedenfalls leicht auf  $\frac{1}{4}$  Windung genau angegeben werden kann, verfolgen wir dieses Merkmal. Die Form der ersten Windung zeigt die Textfig. 10; durch die Mitte des Schalenanfanges denken wir uns, wie die Fig. 10 es zeigt, eine Linie gelegt, die die Grenzen der Windungen angibt. Die Variationsbreite der Windungszahl ist gering, sie beträgt für

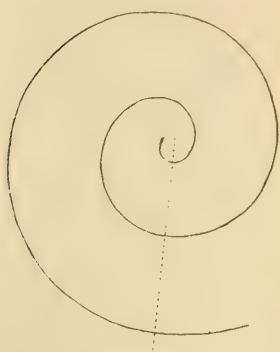


Fig. 10.

Form der ersten Windungen  
von oben gesehen.

		Mittelwerte:
Taiosapi . . .	$5\frac{3}{4}-6\frac{3}{4}$	6,172,
Ofu . . . . .	$5\frac{1}{4}-7$	6,238,
Lili . . . . .	$5\frac{1}{4}-6\frac{3}{4}$	5,929,
Amarassi . . .	$5\frac{1}{4}-6\frac{1}{2}$	5,840,
Niki-Niki . . .	$5\frac{1}{4}-6\frac{3}{4}$	5,843.

Trotzdem auf den ersten Blick erkennbar ist, daß die Zahl der Windungen — wie bei *H. hortensis* und *nemoralis* — kein brauchbares Merkmal für den Systematiker oder Experimentierenden darstellt, so lassen die Mittelwerte (siehe oben) doch vermuten, daß Verschiedenheiten vorliegen.

## B. Farbe und Bänderschmuck der Schale.

Lang sagt, „daß Farbe und Bänderschmuck das Gebiet par excellence der staunenswerten, fast unbegrenzten Variabilität ist“. Trifft dies für die beiden *Helices* zu, so in noch erhöhtem Maße für *Amphidromus*. Langs Erfahrungen durch Züchtungen gehen dahin: „daß jedes Merkmal, das in irgend einer Kolonie bei einer gewissen Anzahl, und wären es auch nur 5 % von Exemplaren, auftritt, mit erblichem Charakter behaftet sein kann“. Aus diesen wenigen Worten ist die unglaubliche Menge der möglichen Bastardkombinationen bei *Amphidromus* schon klar. Es muß aber einleuchten, daß nur die Analyse durch Bastardierung sichere Ergebnisse bringen kann. Da ich vorläufig keine lebenden *Amphidromi* habe, könnte man höchstens Langs Zuchtergebnisse benutzen und so rückschließend eine Analyse versuchen. Die Schwierigkeiten und Ungenauigkeiten dieses Weges brauchen kaum er-



wähnt zu werden; einmal liegen nur Populationen vor, die selbst ein enragierter Vererbungstheoretiker heute nicht mehr benutzen möchte, um Vererbungstheorien abzuleiten, und außerdem liegen die Verhältnisse bei *Amphidromus* unendlich verwickelter als bei *Helix*. Es sei nur z. B. darauf hingewiesen, daß ein und dieselbe Schnecke auf jeder Windung ein verschiedenes Kleid tragen kann und daß man häufig dieses Kleid genau so gut in die eine oder die andere Kategorie stellen kann. Dazu kommt, daß man bei erwachsenen Schalen, abgesehen von der letzten Windung, nur die Bänderung, die über der Naht ist, feststellen kann. Gerade die letzte Windung hat häufig keine Zeichnungselemente. Diese sind vorzugsweise (bei Taiosapi, Ofu, Lili, Niki) an den ersten Windungen. Immerhin will ich angeben, welche Kombinationen an jedem Fundplatz auftreten, wie auch ihr Zahlenverhältnis anführen. Es dürfte lehrreich sein, den folgenden Ausführungen Langs Kreuzungsergebnisse *nemoralis*  $\times$  *hortensis* über die Frage der Vererbung von Farbe und Bändrigkeit vor auszuschicken.

1. Albinismus rezessiv gegenüber jeder Pigmentierung,
2. Bänderlosigkeit dominiert über Bändrigkeit,
3. Minderbändrigkeit dominiert über Mehrbändrigkeit,
4. Blaß- und leichte Tüpfelbändrigkeit dominiert über Voll- und Scharfbändrigkeit,
5. Breitbändrigkeit dominiert über Schmalbändrigkeit,
6. die meisten Zeichnungsvarietäten kommen beiden Arten zu, es gibt aber spezifische, die nur bei *hortensis* (10305) oder nur bei *nemoralis* (00345) vorkommen.

Es ist schon längst Gebrauch geworden, die Bänder mit Zahlen zu bezeichnen, um so in kurzer Formel die Zeichnung der Schale ausdrücken zu können. 10305 z. B. heißt Band 1, 3, 5 vorhanden, Band 2 und 4 fehlt. Ich wende dieselbe Bezeichnungsweise an, soweit sie für *Amphidromus* brauchbar ist. *Amphidromus* hat nur drei Bänder (vergl. Textfig. 2, S. 11), die ich von oben nach unten mit 1, 2, 3 bezeichne. Ein feines, häufig vorkommendes Band unter der Naht können wir als Nahtband bezeichnen und von der Numerierung ausnehmen. Die Lage der Bänder ist sehr konstant, das Schema gibt sie wieder. Nur an der letzten Windung sind alle drei Bänder sichtbar, bei den anderen sind Band 3, zum Teil auch Band 2, verdeckt. Oft ist der Zwischenraum zwischen den Bändern so bunt gefärbt, z. B. bei *Amphidromus contrarius* der Zwischenraum zwischen 2 und 3, daß man sich fragen muß, ob er als Band oder Zwischenraum aufgefaßt werden darf. Wir können

deshalb verstehen, daß in der *Amphidromus*-Literatur über diesen Punkt Verwirrung herrscht. Vergleichen wir jedoch die Zeichnung der Schalen sämtlicher Timorfundplätze, so kann kein Zweifel darüber sein, was Band und was Zwischenraum ist und daß wir mit unserer Bezeichnung auf dem richtigen Wege sind. Weil es da und dort notwendig ist von dem Zwischenraum zu reden, numerieren wir denselben auch.

Zwischenraum Nr. 1 liegt zwischen Naht und Band Nr. 1,

" " 2 " " Band 1 " " " 2,

" " 3 " " " 2 " " " 3,

" " 4 " " " 3 " Nabel.

Diese Bezeichnungsweise der Bänder und Zwischenräume paßt für alle bisher bekannt gewordenen *Amphidromi*.

Wie bei *Helix nemoralis* und *hortensis* haben wir als Grundelemente der Zeichnung Längsbändrigkeit (im Schema letzte Windung), Tüpfelbändrigkeit (im Schema vorletzte Windung), Querbändrigkeit (im Schema drittletzte Windung). Wie diese entstehen und sich zueinander verhalten, hat Lang schon ausgeführt. Das sind jedoch nur die Grundelemente, die wir bei *Amphidromus* in der mannigfaltigsten Weise abgeändert vorfinden können. Es kann Breit- oder Schmalbändrigkeit vorliegen, wobei alle drei Bänder schmal oder breit sein können oder Band 3 breit, Band 2 und 1 schmal, Band 3 und 2 breit, Band 1 schmal usw. Wir können Blaß- oder Vollbändrigkeit haben, wieder in allen denkbaren Kombinationen. Weiter: Jedes Längsband kann sich aufspalten in mehrere schmale, sekundäre Längsbänder, die meist in ihrer Gruppierung eng zusammenhängen, so daß man auch in schwierigen Fällen die ursprünglichen drei Bänder wiedererkennt. Die so entstandenen ganz schmalen, sekundären Längsbänder können wieder übergehen in Tüpfelbänder und Querbänder; ein derartiges Auflösen der Längsbänder mit entsprechenden Folgeerscheinungen ist typisch für die Nikiform. Die Kombinationsmöglichkeit ist namentlich hier fast unerschöpflich. Schwieriger wird das Wiedererkennen, wenn einige dieser schmalen Bänder ausfallen und dadurch die Gruppierung nicht mehr so klar ist. Weiter: Ein Längsband kann durchgängig etwa in seinem oberen Teil in ein Tüpfelband sich auflösen, im anderen Teil als Längsband fortbestehen, mit Vorliebe geschieht dies bei allen Schnecken mit Band 2. Die Tüpfel eines solchen gemischten Bandes können mit den Tüpfeln des Nachbarbandes verschmelzen zur Querbändrigkeit. Diese Kombination kommt zwischen Band 1 und 2 häufig vor.

Lang zeigte für *Helix nemoralis* und *hortensis*, daß die fünf Bänder in ihrem Auftreten sich verschieden verhalten. Erst erscheint Band 3, in einigem Abstand folgt Band 4, darauf ungefähr gleichzeitig 2 und 1, zuletzt erscheint Band 5. Ob für *Amphidromus* entsprechendes gilt bezüglich der drei Bänder, möchten wir vermuten, läßt sich aber an unseren Schalen nicht einwandfrei feststellen, man brauchte dazu ganz junge Schalen mit nur 2—3 Windungen.

Über eine ähnliche Frage, nämlich über das Verschwinden der Bänder, können wir Positives feststellen. Bei *Amphidromus* ist es eine häufige Erscheinung, daß die Bänder nicht bis zur letzten Windung gelangen. Bei Ofu haben wir alle Übergänge von Bänderlosigkeit bis zur vollständigen Bänderigkeit. Band 1 löscht im allgemeinen zuerst aus, Band 2 und 3 sind sozusagen zäher in ihrem Verharren, von Band 2 jedenfalls die untere Hälfte. Die obere Hälfte gleicht mehr dem Verhalten des Bandes 1 und neigt zur Auflösung und zum Auslöschen. Fehlt Band 1 und ist Band 2 in seiner oberen Hälfte von Anfang an ausgelöscht, so entsteht eine Bändervariation, die bei den meisten (wohl allen) Fundplätzen vorkommt. Ich habe sie bei Ofu, Amarassi, Lili, Benu, Niki-Niki angetroffen. Die Systematiker haben sie als Art oder Unterart aufgefaßt (*Duplocinctus*, *Suspectus* usw.).

Kompliziert wird der Bänderschmuck dadurch, daß er sich mit dem Alter des Tieres ändert. Die Schale kann beginnen mit Tüpfelbänderigkeit, übergehen in Längs-, Quer- oder Verschmolzenbänderigkeit usw. Bedeutungsvoll ist vielleicht, daß vor dem Varix die Zeichnung am ausgesprochensten ist, die neue Wachstumsperiode ohne Pigment beginnt (z. B. Tafel II, 10, 24) und allmählich erst wieder eine Zeichnung einsetzt, die häufig anders ist als die vorhergehende.

An fast allen Fundplätzen kommen, neben den gebänderten, ungebänderte Schalen vor. Der Ausdruck Bänderlosigkeit, den wir häufig benutzen müssen, ist reichlich ungenau. Wir reden selbstverständlich nur vom Phänotypus. Die Individuen könnten zum Teil rezessiv gebändert sein. Wir begegnen bei Taiosapi, Ofu, Lili bänderlosen Tieren, bei denen die fehlenden Bänder an der Intensität des überdeckenden Oliv erkennbar sind (vergl. z. B. Tafel I, 7, letzte Windung). In der Zone der Bänder ist dies gelegentlich merklich dunkler. Die Erscheinung erinnert an die albinotischen, gebänderten Schnecken von Lang (albinotisch-, längs-, quer-, tüpfelbändig). Die Zone der Bänderung tritt auch noch auf andere Weise zutage. Bei ausgewachsenen, bänderlosen Schalen mit gelber Grundfarbe scheinen die Zwischenräume 2 und 3 der ersten Windungen



namentlich die gelbe Grundfarbe aufzusaugen; so entstehen schwachgelbe Pseudobänder. Dieselbe Erscheinung, das Zusammenfließen der gelben Grundfarbe in den Zwischenräumen, zeigt sich übrigens auch bei gebänderten Tieren und führte, wie schon erwähnt, zur Verwechselung zwischen der eigentlichen Bänderung und den Zwischenräumen (vergl. Tafel III, namentlich letzte Reihe).

Die Spitze der Schale, der sogenannte Apex, ist bei allen Schnecken verschieden, bald dunkel, bald hell, ohne daß man eine Gesetzmäßigkeit herausfinden könnte. Wir können nur feststellen, daß gebänderte Tiere meistens einen dunklen — ungebänderte zwar oft einen farblosen, häufig aber auch einen gefärbten Apex haben. Die erste bis zweite Windung nach dem Apex ist meistens fleischfarben, ungezeichnet oder schwach gezeichnet. Es macht den Eindruck, als ob das Pigment verstreut und noch nicht auf einzelne Zonen gesammelt wäre. Je weniger Zeichnung auf der ganzen Schnecke vorliegt, um so heller sind die ersten Windungen.

Aus diesen Ausführungen ist schon zu erkennen, wie weit es führen würde, alle Kombinationen zu erschöpfen und durch Worte festzulegen. Es genügt für uns, so viel wie möglich das Prinzipielle herauszufinden, was nun für jeden Fundplatz geschehen soll.

#### a) Taiosapi.

1. Farbe. Was zuerst auffällt, ist die dunkelolive Tigerung der letzten bis vorletzten Windung (Tafel I). Sie ist bei allen Schalen vorhanden und verdeckt Grundfarbe und Zeichnung. Diese schimmert schwach durch. Die Grundfarbe tritt nur zutage an Stellen, die die Tigerung freiläßt. Die Grundfarbe der Schale ist meist grauweiß und geht über bei ca. 10 Tieren in ein leichtes Zitronengelb auf erster bis vierter Windung, bei zwei Tieren auf allen Windungen (I, 3 und 4).

Charakteristisch für die Taiosapiform ist eine farblose Zone unter der Naht, die dadurch entsteht, daß die Tigerung am Oberrand des Bandes Nr. 1 oder etwas darüber aufhört, also ungefähr das freiläßt, was wir als Zwischenraum Nr. 1 bezeichneten. Selten ist eine Andeutung von einem violetten Nahtband vorhanden, dem wir in Zukunft immer wieder begegnen werden.

2. Zeichnung. Bänderlosigkeit haben wir bei 20 Tieren (10 mit gelber, 10 mit weißer Grundfarbe), also die Formel: 000 (I, erste Reihe). Nur auf der letzten Windung, wie schon gesagt, können wir feststellen, ob etwa unter der Naht nicht doch noch ein Teil des Bandes Nr. 2 und

das Band Nr. 3 vorhanden ist. Das dürfte sicher zum Teil der Fall sein. Ein Tier hat auch ein schwaches Band 3, gehört also besser in die Gruppe: Längsbändrigkeit mit der Formel 0 0 3.

Längsbändrigkeit in reiner Ausbildung und auf allen Windungen mit der Formel 1 2 3 nur bei zwei erwachsenen Tieren (I, 7). Von hier Übergänge bis zur Längsbändrigkeit auf nur 1—2 Windungen bei fünf Tieren und zwar auf der 3.—4. Windung (I, 8, 9).

Tüpfelbändrigkeit in reiner Ausbildung bei 20 erwachsenen Tieren, aber nur auf der 3.—5. Windung (I, 10—14); die anderen Windungen ohne Zeichnung. Drei junge Tiere mit derselben Tüpfelausbildung zeigen, daß unter der Naht Band 2 (untere Hälfte) und Band 3 als Längsbänder ziehen, die noch auf 5. und 6. Windung sichtbar sind (I, 21—23). Es ist anzunehmen, daß die erwachsenen Schalen ebenfalls ganz oder zum Teil diesem gemischten Bänderungstypus angehören.

Querbändrigkeit in reiner Ausbildung auf der 3. bis höchstens 5. Windung bei sieben erwachsenen Tieren (I, 16—18). Ein junges Tier mit derselben Ausbildung der Querbänder zeigt unter der Naht bis gegen die 6. Windung untere Hälfte von Band 2 und Band 3 als Längsbänder (I, 20). Diesem Typus dürften die sieben Erwachsenen auch angehören.

Gemischtbändrigkeit: 3. Windung tüpfelbändrig, 4. und höchstens noch 5. Windung querbändrig bei fünf erwachsenen Schalen (I. 26). Drei sonst gleiche junge Tiere, deren Band 2 (untere Hälfte) und Band 3 längsbändrig sind, verraten, daß auch hier dasselbe Grundschema wie in den beiden letzten Gruppen vorliegt.

Fassen wir zusammen, so können wir wohl sagen, wir haben bei Taiosapi: 1. Längsbändrigkeit von der Formel: 1 2 3,  
vielleicht auch: 0 2 3,  
0 0 3:

## 2. Gemischtbändrigkeit

von der Formel: 1 — tüpfelbändrig,

2 — { tüpfelbändrig,  
— { längsbändrig,

3 — längsbändrig,

oder von der Formel: 1 — tüpfel } verschmolzen  
2 — { tüpfel } zu queren Bändern,  
— { längs  
3 — längs.

Die Klammern bei Gemischtbändrigkeit bedeuten in der ersten Formel, daß die Tüpfel dem Längsband aufsitzen, in der zweiten, daß die Tüpfel von Band 1 und obere Hälfte Band 2 zu Querbändern verschmolzen sind und diese dem Längsband 2 (untere Hälfte) direkt aufsitzen. Würden sie nicht aufsitzen, so hieße die Formel

- $$\begin{array}{l} 1 \text{ — tüpfel } | \\ \text{ — tüpfel } | \\ 2 \text{ — längs,} \\ 3 \text{ — längs.} \end{array}$$

Wir werden dieser später häufig begegnen.

#### b) Ofu (große Form).

1. Farbe. Grundfarbe zitronengelb, meist ausgebleicht grauweiß, bei jungen Tieren fast stets zitronengelb (II, 4—7). Im Zwischenraum 4 um die Columella bei jungen Tieren meist, bei erwachsenen selten, ein rosa Pseudoband (II, 6, 7, 17) und in den Zwischenräumen 2 und 3 schwach gelbe oder gelbe Pseudobänder, wieder meist nur bei jungen Tieren vorhanden. Auf der letzten oder den beiden letzten Windungen eine starke Olivdeckfarbe (II, 1—3, 22, 28), diese ist auch bei lebenden Schnecken häufig ausgebleicht (II, 15, 16, 23).

2. Zeichnung. Bänderlosigkeit: Bei 76 Tieren (20 junge darunter) (II, erste Reihe). Die Formel ist für alle: 0 0 0 auf allen Windungen; höchstens könnte die Formel 0 0 3 für die ersten Windungen vorhanden sein. Band 2 fehlt wohl meist, was leicht festgestellt werden kann, da es meist etwas über die Naht hinausgreift oder bei geeigneter Beleuchtung durchschimmert. Violettes Nahtband fehlt.

Längsbändrigkeit: Von der Formel 1 2 3 auf allen Windungen bei 33 erwachsenen und 11 jungen Tieren (II, zweite Reihe). Schmal- und Breitbändrigkeit in allen denkbaren Kombinationen (vergl. II, 11—14). Längsgebänderte von der Formel 1 2 3 auf 1.—4<sup>1/2</sup> Windungen — und zwar auf der 3., 4. und 5. Windung — bei 5 erwachsenen Tieren. Letzte Windung ohne Zeichnung oder 0 0 3, 0 2 3 angedeutet.

0 2 3 auf allen Windungen bei 3 erwachsenen und 2 jungen Tieren, schmalbändrig (cf. *duplocincta*, *suspectus*) (II, 15—18).

0 2 3 bis auf die erste Hälfte der 6. Windung bei 3 erwachsenen Tieren.

0 2 3 bis circa zur 6. Windung bei 8 erwachsenen Tieren,

0 2 3    "    "    "    5.    "    "    3    "    "    "



0 2 3, das Band 2 verlöscht viel früher als Band 3 bei einem erwachsenen und zwei jungen Tieren (II, 19).

Das violette Nahtband kann bei allen Kombinationen fehlen oder vorhanden sein, auch bei den folgenden Gruppen.

Tüpfelbändrigkeit in Band 1, 2 und 3 bei 18 erwachsenen Tieren, nur bei einem reichen die Bänder bis zur Lippe. Meist ist nur 3.—5. Windung getüpfelt oder ein Teil dieser Strecke (II, 20—22). Übrigens mögen manche oder alle dieser Tiere der nächsten oder übernächsten Gruppe angehören.

Tüpfel- bis längsbändrig: Band 1, 2 tüpfelbändrig, 3 längsbändrig bis auf die 6. Windung bei 5 erwachsenen Tieren; bei 5 Tieren erlöscht Band 1 und 2 früher. Ein Teil dieser Tiere mag der nächsten Gruppe angehören.

Band 1 und 2 in der oberen Hälfte tüpfelbändrig, untere Hälfte und Band 3 längsbändrig bei 4 erwachsenen und 4 jungen Tieren, im Maximum bis auf die 6. Windung. Die Tüpfel des Bandes 2 obere Hälfte sitzen dem Längsband 2 untere Hälfte auf (II, 25—27))

Band 1, 2, 3 auf den ersten Windungen tüpfelbändrig, auf der letzten längsbändrig: 1 Tier (II, 21). Damit nähern wir uns wieder der reinen Längsbändrigkeit. Vor dem Varix neigen die Tüpfel zur Verschmelzung zum Längsband.

Querbändrigkeit: Nie auf allen Windungen, wahrscheinlich überhaupt nie in reiner Ausbildung. Auf der 2.—5. Windung oder einem Teil dieser Strecke bei 37 erwachsenen Tieren (II, 28, 29). Drei Schalen wurden geöffnet und zeigten innen den Bändertypus der nächsten Gruppe. Dazu gehören sicher alle.

Quer- und Längsbändrigkeit: Querbändrigkeit in der Ausbildung wie oben; Band 2 in der oberen Hälfte bildet mit Band 1 Querbänder, die dem Längsband 2 untere Hälfte meist aufsitzen. Band 3 längsbändrig (7 junge, 10 erwachsene Tiere). Ihre Längsbänder gehen bis zur letzten Windung. Bei anderen 17 erwachsenen Schalen ist das Längsband 3 wenigstens durch die Öffnung sichtbar.

Tüpfel-, Quer- und Längsbändrigkeit: 62 erwachsene und 12 junge Tiere. Das ist eine so mannigfaltige Gesellschaft, daß nichts anderes möglich ist als anzudeuten, was sie einschließt.

Grundschema: 1 — tüpfelbändrig	} oder querbändrig,
2 — tüpfelbändrig	
3 — längsbändrig,	
4 — längsbändrig.	

Dieses Schema ist vielfach variiert und führt — wenigstens auf kurze Strecken — zu folgenden Extremen:

1 — } quer,	1 — } quer,	1 — } quer,	1 — } quer.
2 — tüpfel,	2 — tüpfel,	2 — } quer,	2 — } quer.
3 — längs.	3 — tüpfel.	3 — tüpfel.	3 — }

Verschmolzenbändrigkeit (bei 25 erwachsenen Tieren). Haben wir nie rein. Die ersten Windungen sind tüpfelbändrig oder querbändrig oder beides nacheinander an derselben Schale (II, 31). Nur die letzte oder die zwei letzten Windungen zeigen Verschmolzenbändrigkeit (II, 30—32). Die größte Neigung zum Verschmelzen haben Band 3 und 2 (II, 33, 34), etwas verzögert schließt sich Band 1 an. Vor dem letzten Varix ist die Windung der ganzen Breite nach verschmolzenbändrig (II, 29), nach dem Varix folgt häufig Bänderlosigkeit, die dann wieder gegen die Lippe zu allmählich in Verschmolzenbändrigkeit übergeht. Einleitend sprachen wir schon von den interessanten Schalen des Zwischengebietes Taiosapi—Ofu (siehe S. 6), dem Fundort Bele (I, unterste Reihe). In den Zeichnungselementen gleicht er Ofu und Taiosapi ganz. Wir werden später auf ihn zurückkommen.

### c) Lili (Oisau, Lili, Tjamplong, Benu).

1. Farbe. Grundfarbe der jungen Schalen zitronengelb, der ausgewachsenen gelblich weiß oder grauweiß. Die Olivdeckfarbe der letzten Windung, die wir von Taiosapi und Ofu kennen, ist hier ganz spärlich dünn, meist nur auf der letzten halben Windung (III, 1—38).

2. Zeichnung. In der Hauptsache haben wir nur ein Bänder-schema:

1 — tüpfel,		1 — tüpfel,
2 — tüpfel, }	oder	2 — tüpfel,
2 — längs, }		2 — längs,
3 — längs (z. B. III, 6—9),		3 — längs (z. B. III, 4, 5).

Von 76 jungen Tieren haben 64 diese Bänderung. Bei 12 geht sie teilweise oder ganz über in:

1 — tüpfel } quer,	1 — } quer,	1 — } quer,
2 — { tüpfel } quer,	2 — } quer,	2 — } quer,
2 — { längs, } oder	2 — längs,	selten 2 — }
3 — längs (III, 11, 37),	3 — längs,	3 — längs.

Diesen Schemata fügen sich die erwachsenen Schalen ein. Im allgemeinen hat die 3., 4., 5. und 6. Windung Zeichnung oder 3., 4., 5., seltener nur 3. und 4 (III, 22—24). Verschmolzenbändrigkeit kommt auf der letzten Hälfte der 6. Windung vor der Lippe öfters vor (III, 29, 30—34) und zwar in folgenden Übergängen:

1 — tüpfel,	1 —	} quer,	1 —	} ver-
2 — { tüpfel,	2 { —		2 —	
2 — { längs }	2 { — längs }	} verschmolzen,	2 —	} verschmolzen.
3 — längs }	3 — längs }		3 —	
oder 1 — längs,	oder 1 —	} verschmolzen	oder 1 —	} verschmolzen.
2 — längs }	2 —		2 —	
3 — längs }	3 —		3 —	

Ausnahmsweise gibt es andere Kombinationen, wie wir sie von Ofu kennen,

z. B. 1 — tüpfel,	1 — tüpfel,
2 — tüpfel,	2 — tüpfel,
3 — tüpfel,	3 — längs.

Auf kleinen Strecken vor der Lippe

1 — längs,
2 — längs,
3 — längs.

Angedeutet ist da und dort ein Aufspalten der einzelnen Längsbänder in je drei Gruppen von schmalen Längsbändern (III, 17). 6 Jungtiere und ein fast erwachsenes haben die Formel: 0 2 3 („duplocincta“) (III, 1, 2).

Trotzdem also nichts anderes vorzuliegen scheint als bei Ofu und Taiosapi, können wir an der Zeichnung doch Lili erkennen. Die Tüpfel sind schmal rechteckig, stehen in schmalen Abständen parallel nebeneinander. Zwischenraum 2 und 3 ist stark gelb bei jungen, öfters sogar bei erwachsenen Tieren. Ist der Zwischenraum am Verschwinden, so konzentriert sich anscheinend das Gelb und wird zu einem schmalen rötlichen Band, das noch vorhanden sein kann, wenn schon reine Querbänderung entstanden ist. Dieselbe Erscheinung kann übrigens auch bei Ofu beobachtet werden.

#### d) Amarassi.

1. Farbe. Grundfarbe ist weißlich bis zitronengelb. Die Olivdeckfarbe der letzten Windung ist hier nicht vorhanden, höchstens nur



in Andeutung. Deshalb wohl erscheinen diese Schalen glänzend porzellanig.

2. Zeichnung. Das Hauptschema der Bänderung ist:

- 1 — tüpfel,
- 2 — tüpfel, }
- längs, }
- 3 — längs (IV, 8, 13—15).

Dazu gehören zwei Drittel der jungen Tiere, des andere Drittel trägt:

- 1 — tüpfel,
- tüpfel,
- 2 — längs,
- 3 — längs (IV, 9—12, 16—18).

Band 2 ist also gespalten, oben tüpfel, unten längs; die Tüpfel sitzen im einen Fall dem Längsband auf, im anderen nicht. Da die ausgewachsenen Schalen im Gegensatz zu den früheren Fundplätzen alle auf der letzten Windung Zeichnung haben, wollen wir die Bänder-schemata der letzten Windung angeben.

Es haben auf dem letzten Viertel der letzten Windung die Formel:

- |                      |                        |                   |
|----------------------|------------------------|-------------------|
| I. 1 — längs,        | II. 1 — tüpfel, }      |                   |
| 2 — längs, 41 Tiere. | — längs, }             |                   |
| 3 — längs (IV, 28),  | 2 — längs, 8 Tiere.    |                   |
|                      | 3 — längs,             |                   |
| III. 1 — tüpfel, 4   | IV. 1 — tüpfel,        | V. 1 — tüpfel,    |
| 2 — längs, Tiere.    | 2 — tüpfel, } 36       | 2 — tüpfel, 5     |
| 3 — längs,           | — längs, } Tiere.      | 2 — längs, Tiere. |
|                      | 3 — längs,             | 3 — längs,        |
| VI. 1 — tüpfel,      | VII. 1 — tüpfel, 2     | VIII. 1 — tüpfel, |
| 2 — tüpfel, }        | 2 — tüpfel, Tiere.     | 2 — tüpfel, 1     |
| 2 — längs, } 2       | 3 — längs,             | 3 — längs, Tier.  |
| — längs, } Tiere.    |                        | 3 — längs,        |
| 3 — längs, }         |                        |                   |
| — tüpfel, }          |                        |                   |
| IX. 1 — tüpfel, 3    | X. 0 20 Tiere          | XI. 0             |
| 2 — tüpfel, Tiere.   | 2 — längs, (su-        | 2 — längs, 6      |
| 3 — tüpfel,          | 3 — längs, spectus)    | — längs, Tiere.   |
|                      | (III, unterste Reihe). | 3 — längs,        |

I—IX = fortschreitendes Zurückgehen der Längsbändrigkeit über Tüpfelbändrigkeit. Bei Amarassi ist auch schon ein anderer Weg, der

bei Niki der übliche ist, angedeutet, ein Zurückgehen durch Aufsplitterung in mehrere dünne parallele Längsbänder in der Zone des lten Bandes (IV, 25, 33, 35—37), etwa über folgende Zwischenstufen:

1 — tüpfel,  
1 — längs,  
2 — längs,  
3 — längs,

1 Tier.

1 — längs,  
1 — längs,  
2 — längs,  
2 — längs,  
3 — längs,

2 Tiere.

1 — tüpfel,  
2 — tüpfel,  
2 — längs, }  
3 — längs,  
3 — längs,

2 Tiere.

— längs,  
1 — tüpfel,  
— längs, }  
— längs, }  
2 — tüpfel,  
— längs, }  
3 — längs,

1 Tier.

— längs,  
1 — längs,  
— längs,  
— längs,  
2 — längs,  
— längs,  
3 — längs,  
3 — längs,

1 Tier.

— längs,  
2 — längs,  
2 — längs,  
— längs,  
2 — längs,  
2 — längs,  
3 — längs,  
3 — längs,

1 Tier.

— längs,  
1 — längs,  
— längs,  
— längs,  
— längs,  
2 — längs,  
— längs,  
— längs,  
— längs,  
3 — längs,  
— längs,

1 Tier.

— tüpfel,  
— tüpfel,  
1 — tüpfel,  
— tüpfel,  
— tüpfel,  
— tüpfel,  
— tüpfel,  
2 — tüpfel,  
2 — tüpfel,  
— längs,  
3 — längs,  
3 — längs,

1 Tier.

1 — }  
 — }  
 — } fehlen,  
 — }  
 — längs,  
 — längs, 1 Tier.  
 2 — längs,  
 — längs, }  
 — längs, }  
 3 — längs,  
 — längs,

1 — }  
 — }  
 — } fehlen,  
 — }  
 — längs, ,  
 — längs, 1 Tier.  
 2 — }  
 — }  
 — }  
 — }  
 3 — längs,  
 — längs,

usw.

Andere in meinem Material vorkommende Bändertypen, die zur Verschmolzenbändrigkeit führen, seien noch erwähnt:

1 — tüpfel, }  
 — längs, }  
 2 — }  
 3 — } verschmolzen,  
 3 Tiere.

1 — tüpfel, }  
 2 — { tüpfel, }  
 — { längs, } 8 Tiere.  
 3 — längs,

1 — }  
 2 — } quer, 2 Tiere.  
 3 — längs,

1 — }  
 2 — } quer }  
 3 — längs } 6 Tiere.

1 — }  
 2 — } quer 3 Tiere.  
 3 — }

1 — }  
 2 — } verschmolzen-  
 3 — } bändrig 5 Tiere.

38 Tiere (darunter 20 erwachsene) haben die Formel: 0 2 3 (III, 1—7]. Das ist die „suspectus“ der Literatur. Sie ist als besondere Art angesprochen worden. Wir verstehen das, denn sie unterscheidet sich auch in der Lippe; diese ist meist, aber nicht immer (III, 3), lila (III, 4—7). Da Band 1 fehlt und 2 und 3 meist schmalbändrig sind, so kommt bei dieser Form recht die gelbe Grundfarbe zur Geltung, die nur bei den erwachsenen Tieren teilweise oder ganz ausgebleicht ist. Die letzte Windung ist meist noch gelb, wobei das Gelbe in den Zwischenräumen 2 und 3 sich zu Pseudobändern zusammenziehen kann. Hätten wir die schrittweisen Übergänge zu dieser Zeichnung bei Ofu nicht, so hätten



wir selbst zweifeln können. Wir verfolgen diese Varietät mit besonderem Interesse weiter. Übrigens hat ein Tier nur ein ganz schmales Band 2 (III, 6), ist also sozusagen ein Übergang zu 0 0 3.

Von Koepang besitze ich nur 4 Schalen. 1 suspectus und 3 contrarius, die sich in nichts von den Amarassischalen unterscheiden.

#### e) Niki-Niki und die gleiche kleine Ofuform.

1. Farbe. Zitronengelb (V, 1—5), die an sich zartere Schale bleicht leicht aus, so daß die ausgewachsenen meist grauweiß sind (V, 6—9), nur auf der letzten Windung etwa noch gelblich. Nabelregion der jungen Tiere rosa (V, 10—19): bei erwachsenen auch ausgebleicht (V, 9).

2. Zeichnung. Bänderlosigkeit: 0 0 0 bei 11 erwachsenen und 16 jungen Tieren (V, 1—9).

Längsbändrigkeit von der Formel 0 2 3 haben wir bei 7 jungen Tieren, die alle von Niki stammen (V, 10—13). Die jungen Schalen mit gleicher Formel von Ofu haben wir bei der großen Ofuform aufgezählt. Sie könnten aber ebensogut hierher gehören. Reine Längsbändrigkeit 1 2 3 haben wir mit Ausnahme der vermutlichen *Amphidromus laevis* (V, 48), die wir am Schluß besprechen wollen, nicht. Alles Übrige von Niki und Ofu (kleine Form) hat.

Gemischtbändrigkeit, und zwar Längs- und Tüpfelbändrigkeit, durchweg in einer Ausbildung, wie sie uns bei Amarassi schon in einigen wenigen Exemplaren entgegengetreten ist. Typisch für Niki ist nämlich ein starkes Aufspalten der drei Bänder in drei Bändergruppen, bestehend aus vielen schmalen Längsbändern. Die Zahl derselben ist, je nach dem Grad der Auflösung, verschieden. Aus Band 1 kann eine Gruppe bis zu 5, selten mehr schmalen Bändern hervorgehen. Aus Band 2 ebenfalls, doch ist hier die Zahl im allgemeinen etwas kleiner, und das wohl deshalb, weil die untere Hälfte des Bandes 2 — wie wir es bis jetzt immer erfuhren, dem Auflösen länger als die obere Hälfte Widerstand entgegensetzt. Band 3 ist meist einheitlich schmalbändrig, zerfällt aber auch gelegentlich in 2, selten in 3 schmale Bänder.

In der Auflösung der schmalen Längsbänder zu Tüpfelbändern finden wir die alte Gesetzmäßigkeit wieder. Die Bändergruppe 1 und die obere Hälfte von der Gruppe 2 lösen sich zuerst auf. Untere Hälfte Band 2 und Band 3 bleiben meist Längsbänder. Nach dem alten Gesetz löst sich am ehesten noch Band 2, untere Hälfte, in Tüpfel auf. Band 3 dagegen bei 200 Schalen nur zweimal.

Hieraus geht schon die Mannigfaltigkeit der Ausbildung des Bänder-schmuckes der Nikiform klar hervor. Dazu kommt aber noch, daß sich jedes einzelne Band jeder Bändergruppe individuell verhalten kann: schmale Bänder können auch ausfallen, andere mit dem Nachbarband verschmelzen, das eine sich auflösen in Tüpfel, das andere nicht usw. Deshalb würde es hier nicht gelingen, durch zusammenfassende Formeln eine Vorstellung von den tatsächlichen Verhältnissen zu geben.

Nur ausnahmsweise treffen wir altbekannte Formeln wieder an, z. B.

1 — tüpfel,		1 — tüpfel,
2 — tüpfel,		1 — tüpfel,
2 — längs,	oder	2 — tüpfel,
3 — längs (V, 38)		2 — längs,
		3 — längs (V, 17, 18).

Gleich wie die gelbe Grundfarbe der erwachsenen Schalen meist ganz oder doch zum Teil ausbleicht, so erlöschen auch auf den letzten Windungen meist die Zeichnungselemente (V, 25—27). Etwa  $\frac{2}{3}$  der Schalen, die auf den ersten Windungen noch Zeichnung haben, sind auf der letzten schmucklos weiß.

In diese Gruppe der Gemischtbändrigkeit, bestehend aus Längs- und Tüpfelbändrigkeit, gehören 258 Schalen.

Die Tüpfel der schmalen Bänder können sich nun so untereinander reihen, daß der Eindruck von Querbändern erweckt wird (V, 19—21). Zu einem vollständigen Verschmelzen zusammenhängender Querbänder kommt es jedoch bei den Nikitieren vom eben geschilderten Aussehen nicht.

Verschmolzenbändrigkeit. Es gibt in Niki noch eine kleine Gruppe von Schalen, die durch einen rötlich-braunen Gesamtfarben-eindruck auffallen (V, 28—37. In der Form sind es zweifellos typische Nikitiere. In der Zeichnung sind sie die einzigen Vertreter, die Querbänderung aufweisen und zwar nur auf den ersten Windungen (V, 28, 30, 37). Erinnern wir uns, daß nach Lang Querbändrigkeit entsteht aus Tüpfelbändrigkeit  $\times$  Verschmolzenbändrigkeit. Nun ist die Tüpfelbändrigkeit bei Niki und klein Ofu nie rein, immer auch kombiniert mit Längsbändrigkeit; haben wir daneben ein Gen für Verschmolzenbändrigkeit, so ist somit zu erwarten, daß diese mit Querbändrigkeit kombiniert erscheinen wird, was tatsächlich zutrifft. Die Querbänder sind auf den ersten Windungen deutlich, die späteren Windungen sind verschmolzenbändrig, zum Teil wenigstens. Meist bleibt Zwischenraum 3, eingefäßt von der noch deutlich sichtbaren unteren Hälfte von Band 2 und der

oberen Hälfte des Bandes 3, frei und zeigt die für Niki typische gelbe Grundfarbe. Gelegentlich ist selbst Zwischenraum 2 noch durch eine schwache schmale Linie angedeutet (V, 33, 35, 36). Selbstverständlich sind auch hier die ausgewachsenen Schalen, wie wir es für Niki kennen, ganz oder zum Teil ausgebleicht.

Verschmolzenbändrigkeit, beginnend mit Querbändrigkeit, zum Teil noch mit Tüpfelbändrigkeit, haben wir bei

8 erwachsenen und 14 jungen Tieren von Niki und

10       "       "       23       "       "       "       Ofu.

Diese rotbraune Bändervarietät ist von den Systematikern natürlich als besondere Art oder doch Unterart bewertet worden, doch ist nicht daran zu zweifeln, daß die vorgetragene Auffassung die richtige ist, wenn auch noch manche Einzelheit zu erklären bleibt.

Der Fundplatz Niki ist nun noch durch eine zweite Schneckenform ausgezeichnet, die reine Längsbändrigkeit von der Formel 1 2 3 besitzt. Wir haben es wohl mit der *Amphidromus laevis* der Literatur zu tun (V, 48). Die Zeichnung allein würde uns natürlich nicht dazu bewegen, diese Form von der eben beschriebenen zu trennen, wenn wir nicht noch anatomische Gründe dazu hätten (vergl. die späteren Angaben über die Anatomie von Tier Nr. 39 = V, 48 der Tafel).

Das eine erwachsene Exemplar der Sammlung (Nr. 39), das in der Schalenform Niki gleicht, zeigt Längsbändrigkeit 1 2 3 auf allen Windungen, genau in der Ausbildung wie die große Ofuform. Die Jugendformen (V, 38—47, 49—55) (26 von Niki und ungefähr 12 von Ofu), deren Grundfarbe gelb (beim erwachsenen Tier ausgebleicht weißlich) ist, zeigen manche Variation in der Zeichnung. Folgende Formeln erläutern die Verhältnisse:

			— längs,
1 — tüpfel,	1 — längs,	1 — längs,	1 — tüpfel,
	— längs,		— tüpfel,
2 — tüpfel,	2 — längs,	2 — längs,	2 — längs,
— längs,		— längs,	
2 — längs,	3 — längs,	3 — längs,	3 — längs.
(V, 28)	(V, 42, 54, 55)		(V, 49)
	usw.		

Außer den erwähnten Tieren besitzen wir von Niki 7, von Ofu 5 erwachsene Schalen mit Bänderformeln wie die eben aufgezählten. Sie fallen dadurch auf, daß die letzte Windung ausbleicht, wie wir es



von den typischen Nikitieren kennen. Haben wir es hier etwa mit Bastarden zwischen laevis und Niki zu tun? Oder bedeuten sie zusammen mit der vermeintlichen *Amphidromus laevis* (Tier Nr. 39) nichts weiter als eine Kette von Bändervariationen von der Nikischnecke? Die Fragen sind später zu diskutieren.

### C. Zusammenfassung der Ergebnisse der Schalenuntersuchung. Vererbungstheoretische Schlußfolgerungen über die Bänderung der Schnecken.

Wir wollen uns hier schon die Frage vorlegen, ob die Ergebnisse der Schalenuntersuchung einen Schluß zulassen über die Frage der Abgrenzung und den Zusammenhang des untersuchten Materials.

Was einmal Schalengröße und Form anbelangt, so mußten wir feststellen, daß überall Transgressionen vorkommen, kein einziges Merkmal absolut standhält zu einer scharfen Abgrenzung. Somit wissen wir, allein aus den Maßverhältnissen geschlossen, nicht, ob wir es mit einer oder mehreren verschiedenen Formen oder einer zusammenhängenden Kette von Formen zu tun haben. Trotz aller Transgressionen haben wir aber jedenfalls die subjektive Gewißheit, daß jeder Fundplatz eine systematische Einheit ausmacht (bei Ofu wären es zwei, vielleicht auch bei Niki). Es bleibt somit die Aufgabe, zu erwägen, welcher Art diese Einheiten sind und in welchem Verhältnis sie zueinander stehen. Zum leichten Vergleich seien nochmals die gefundenen Mittelwerte zusammengestellt:

Tabelle 1.

Zusammenstellung der Mittelwerte der Schalengrößen.

	Taiosapi	Ofu	Lili	Amarassi	Niki
Schalenhöhe H . . . . .	40,5	38,4	33,8	33,6	32,3
Schalendicke D . . . . .	16,6	14,4	13,1	14,2	12,4
Absolute Schalengröße $H + D$ .	57,1	52,9	47,0	47,8	44,6
Schalen-Index $\frac{H}{D}$ . . . . .	2,44	2,67	2,57	2,36	2,59
Mündungshöhe MH . . . . .	21,6	19,7	16,3	15,8	14,2
Mündungsbreite MB . . . . .	14,5	13,2	10,5	11,3	10,3
Mündungs-Index $\frac{MH}{MB}$ . . . . .	1,49	1,48	1,55	1,40	1,37
Abstand der Endpunkte der Lippe der Mündungsebene zur Scha- lenachse . . . . .	14,9	13,9	12,0	11,9	10,3
Zahl der Windungen . . . . .	6,2	6,2	5,9	5,8	5,8

Schon aus der Form der Mundöffnung (siehe Textfig. 9, S. 21) ist zu erkennen, daß Taiosapi und Ofu einander am nächsten stehen, ihnen folgt Lili. Amarassi und Niki weisen einen anderen Typus auf und gleichen sich. Ein Blick auf die Tabelle 1 zeigt, daß in allen Maßverhältnissen die Reihenfolge Taiosapi—Ofu—Lili sehr gut eingehalten wird. Der Schalenform und Größe nach könnte man somit von einer Formenkette Taiosapi—Ofu—Lili sprechen. Niki paßte mit den Zahlenwerten in die Fortsetzung einer solchen Kette, mit der Form der Mündungsöffnung aber ganz und gar nicht, bei Amarassi passen beide nicht. Für den Mündungsindex zeigt das Textfig. 8, S. 19 sehr deutlich.

Was Farbe und Bänderschmuck anbelangt, so könnte auch eine Linie Taiosapi—Ofu—Lili erkannt werden. Bei allen drei Fundplätzen hat die letzte oder beide letzten Windungen eine olivbraune Deckfarbe, die an Stärke von Taiosapi nach Lili zu abnimmt. Die Art der Zeichnung von Taiosapi und Ofu ist fast ganz identisch. Lili steht etwa in der Mitte zwischen Ofu und Amarassi, die Mündungsseite gleicht stark Amarassi, die Gegenseite Ofu. Niki steht isoliert. Von der vermutlichen *Amphidromus laevis* haben wir zu wenig Material, um es für diese Überlegungen zu verwerten.

Übrigens braucht kaum betont zu werden, daß der Bänderschmuck ein sehr schlechtes Kriterium abgibt für die Frage der Verwandtschaft.

Über die Ausbildung des Bänderschmuckes konnte übereinstimmend für alle Fundplätze gezeigt werden, daß demselben drei Bänder zugrunde liegen, die in der mannigfaltigsten Weise ausgebildet sein können, und so eine fast unerschöpfliche Fülle von Zeichnungsvariationen entsteht. Durch Vergleich derselben kommt man zur Vorstellung, daß es nur relativ wenige Faktoren sind, die in ihrer Kombination sie bedingen. Das ganze Zeichnungsbild dürfte bestimmt werden durch die Anlagen für Band 1, 2 und 3, durch die Anlage der Art des Wachsens und des AuflöSENS der Bänder und durch einen Faktor, der die Quantität des Pigmentes regelt. Der letztere Faktor mag stark durch äußere Umstände beeinflusst werden. Durch diese Annahmen können die meisten Bänderungstypen im Prinzip verstanden werden. So ist verständlich, daß eine Schale mit Tüpfelbändrigkeit beginnen kann und die Zeichnung übergeht über Querbändrigkeit zur Verschmolzenbändrigkeit und nach dem Varix, zu Beginn der neuen Vegetationsperiode die Schale ungebändert beginnt und erst allmählich wieder eine bestimmte Bänderung entsteht. Die Art der Bänderung wäre demnach genotypisch festgelegt,

der Grad der Ausbildung hänge zusammen mit der Zufuhr von Pigment. So ist auch verständlich, warum die Auflösung der Bänder immer in gleicher Reihenfolge sich vollzieht. Erst wird Band 1 tüpfelbändig, dann Band 2 obere Hälfte usw. Die Reihenfolge der früher aufgezählten Formeln deutet meist einen solchen Weg der Ab- oder Zunahme der Bänderung an. — Das möge genügen, denn selbstverständlich können die bestimmenden Faktoren allein durch das Experiment analysiert werden und nur im Zusammenhang mit Experimenten wäre es ersprießlich, all den Einzelheiten der Zeichnung nachzugehen.

#### IV. Der Kiefer.

Das erste innere Organ, daß zu variationsstatistischen Studien sich eignet, ist der Kiefer, der eine schwach halbmondförmige, gelbbraune Platte mit abgerundeten Ecken darstellt (vergl. Textfig. 11). Sie liegt in dem Dach des Schlundkopfanfanges. Pilsbry nennt diesen Kiefer odontognath, da er gerippt ist, d. h. mehr oder weniger starke Querleisten besitzt. Die Zahl dieser Leisten könnte uns ein unterscheidendes Merkmal abgeben. Sie variiert bei

Ofu (große Form)	zwischen 10 und 20 Leisten	(vergl. Textfig. 11),
Lili	" 11 " 24 "	( " " 12),
Niki	" 17 " 23 "	( " " 12),

und beträgt bei

und beträgt bei

Niki Nr. 39	. . . . . 14	" ( " " 12),
Amarassi	. . . . . 19 und 23	" ( " " 12).

Die Zahl der daraufhin untersuchten Tiere ist zwar klein, doch ist nicht zu verkennen, daß trotz aller transgressiven Variabilität der Durchschnittswert bei meinen Formen verschieden ist.

Es haben z. B. bei

Ofu	{ 10—15 Leisten	8 Tiere,
	{ 16—20 " "	3 " "
Lili	{ 10—15 " "	7 " "
	{ 16—20 " "	15 " "
	{ 21—25 " "	2 " "

Die größte Form Ofu hat die kleinste mittlere Leistenzahl (vergl. Tabelle 2, S. 43) 14, 18. Dann folgen entsprechend der abnehmenden Schalengröße Lili, endlich Niki. Von Amarassi sind zu wenig Tiere, um sie zu verwerten. Die Leistenzahl von Tier Nr. 39 (*Amphidromus*



*laevis*?) gleicht dem Mittel von Ofu. Über die Frage, ob die Leistenzahl als unterscheidendes Merkmal bei *Amphidromus* zu benutzen ist, können wir aus der Literatur nichts entnehmen, da die Autoren meist

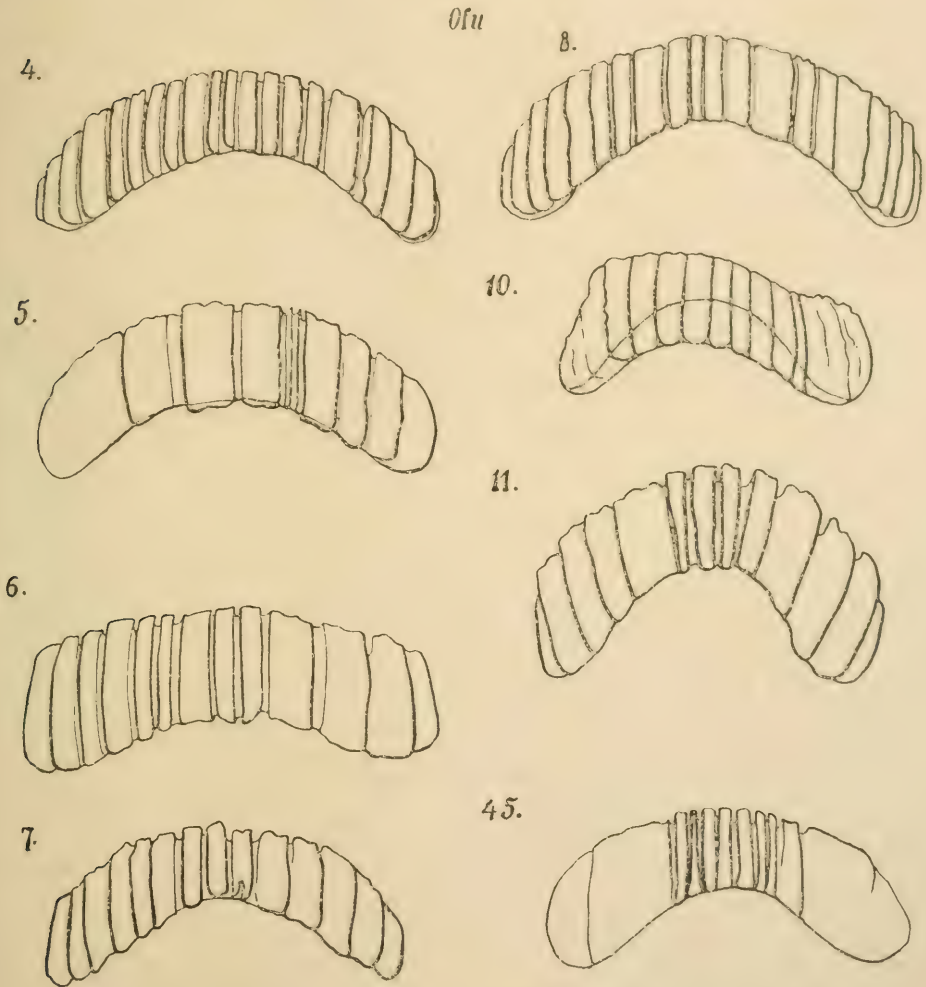


Fig. 11. Kiefer von Ofu, gezeichnet mit Zeiß Zeichenapparat nach Abbé.  
Vergr. = 18,4  $\times$ . Die Zahlen sind die Nummern der Tiere.

nur ganz wenige Tiere untersucht haben. Für *Helic nemoralis* und *H. hortensis* kam Kobelt schon 1869 zu demselben Ergebnis wie wir. „Es ergibt sich aus diesen Zahlen (Zahl der Leisten), daß ein durch-

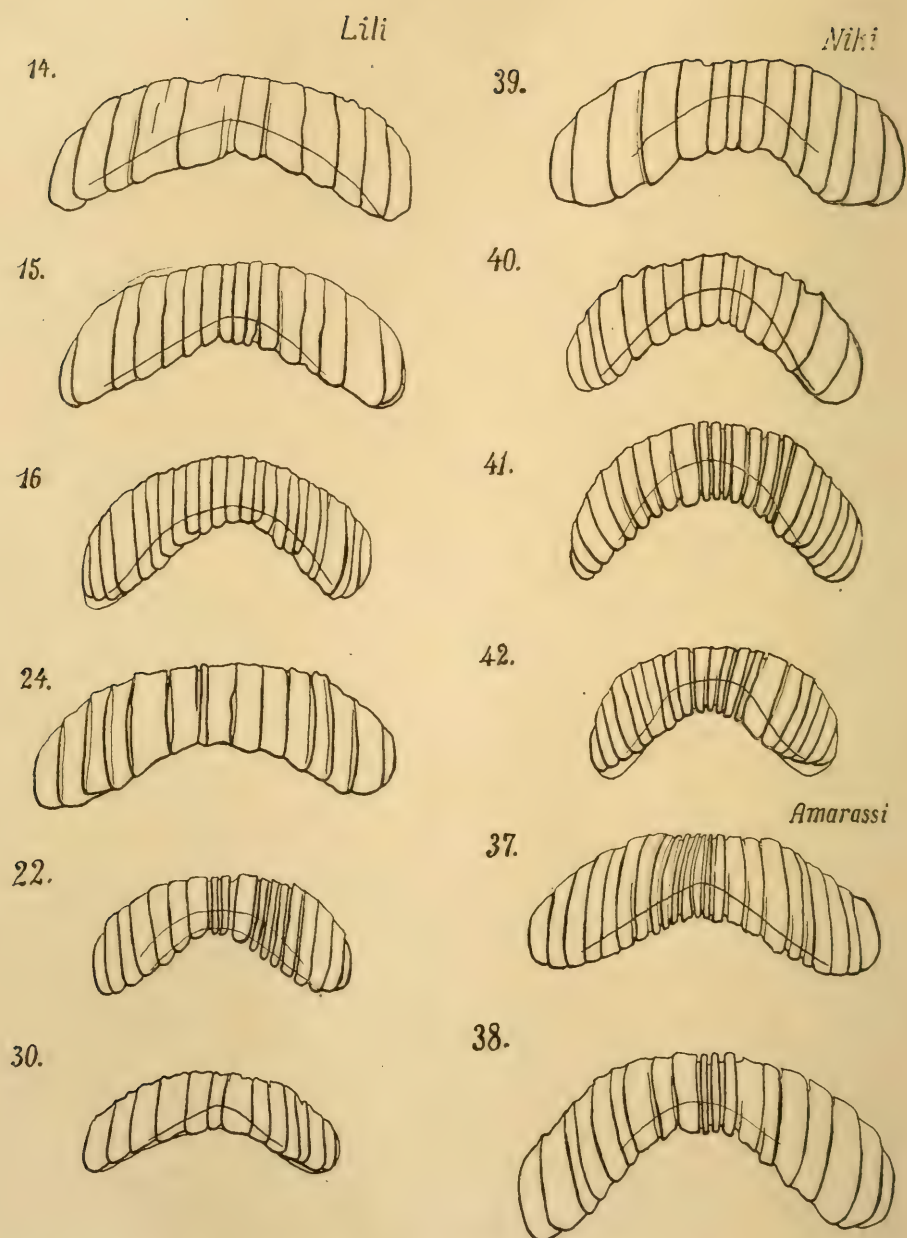


Fig. 12. Kiefer von Lili, Amarassi, Niki, Niki Nr. 39, gezeichnet mit Zeiß Zeichenapparat nach Abbé. Vergr. = 18,4  $\times$ . Die Zahlen sind die Nummern der Tiere.

Tabelle 2. Kiefer.

Nr.	Fundort	Leistenzahl	Länge <sup>1)</sup>	Breite <sup>1)</sup>	Schalenhöhe
1	Ofu	—	—	—	—
2		—	—	—	—
3		—	—	—	45,2
4		19	60	10,1	41,0
5		10	55	13	41,6
6		13	58	13,6	44,1
7		14	54	8,6	38,0
8		18	62,9	11,1	40,8
9		—	—	—	45,6
10		11	42,8	10,8	43,2
11		13	54,7	12	40,0
12		12	49,5	12	39,4
45		11	51	10,4	33,1
46		20	52,2	8,6	31,4
47		15	57,3	12,8	36,4
13	Oisau-Lili	17	45	8,1	28,2
14		11	50	10,7	
15		16	49,6	10,7	
16		24	44	7,4	
17		17	49,8	8,6	
18		16	44,6	8	
19		18	42,8	7,6	
20		19	42,3	7,8	
21		23	52,7	8,9	
22		18	39	6,9	
23		23	41,8	8	28,0
24		15	50,8	9,3	
25		14	53,2	10,4	
26		16	37,5	7,6	
27		18	39	6,7	
28		15	39,4	8,2	
29		16	36,8	6,7	
30		13	37,2	7,5	
31		15	36,4	6,2	
32		17	34,5	6,8	
33		18	35,7	6	
34		18	32	5,2	
35		13	28,2	6,1	
36		19	31,8	5,4	

<sup>1)</sup> Vergrößerung: 18,4 ×.



(Fortsetzung von S. 43.)

Nr.	Fundort	Leistenzahl	Länge <sup>1)</sup>	Breite <sup>1)</sup>	Schalenhöhe
37	Amarassi	23	50,5	12,1	
38		19	54	10,6	
39	Niki-Niki	14	50	11	
40		17	44,9	8,6	
41		23	45,2	9,4	
42		21	39,2	8,7	
43		19	36,7	9,3	
44		19	34,5	7,4	

Mittelwerte:

Ofu	14,18	54,3	11,18
Oisau-Lili	17,04	41,4	7,7
Amarassi	21,00	52,25	11,35
Niki-Niki	19,80	40,1	8,68
Niki Nr. 39	14	50	11

greifender Unterschied dieser zwei Arten wenigstens in der Weise nicht besteht, daß man nach einem einzelnen Kiefer mit Sicherheit oder auch nur mit großer Wahrscheinlichkeit die Art bestimmen kann, von der er stammt, daß aber bei Untersuchung größerer Mengen sich dennoch für jede Art ein bestimmter Typus herausfinden läßt.“

Anders verhalten sich die Größenverhältnisse der Kiefer. Sie wurden gewonnen durch Zeichnen des Kiefers mit dem Zeichenapparat bei einer Vergrößerung von 18,4. An der Zeichnung wurde vom äußersten Punkt links bis zur Kiefermitte, von da bis zum äußersten Punkt rechts in gerader Linie gemessen. Die Kieferbreite wurde natürlich in der Mitte genommen.

Es variiert bei

Ofu:	Die Länge zwischen	42,8—60	mm,	die Breite	8,6—13,6	mm,
Lili:	„	28,2—53,2	„	„	5,2—10,7	„
Niki:	„	34,5—45,2	„	„	7,4—9,4	„

Die Mittelwerte gibt die Tabelle 2.

Es folgt aus ihr, daß die Größenverhältnisse der Kiefer jedenfalls nicht parallel gehen mit der Zahl der Leisten. Man möchte weiter

schließen, daß sie auch nicht parallel gehen mit den zugehörigen Schalengrößen, wie ein Vergleich der Ofutiere zeigt; z. B.

Nr. 10 hat Schalenhöhe 43 und Kieferlänge 43,

Nr. 46 „ „ 31 „ „ 52 usw.

Dasselbe ergibt sich aus dem Vergleich der Mittelwerte der Schalenhöhen und der Mittelwerte der Kieferlänge im allgemeinen. Die kleine Nikiform hat ungefähr dieselbe Kieferlänge wie die größere Liliform. Und die große Ofaform hat einen unverhältnismäßig längeren Kiefer als Lili. Jedenfalls sind die Größenmaße charakteristisch, wenn auch sehr stark transgredierend.

## V. Die Radula.

### A. Allgemeine Beschreibung.

Die Form der ausgebreiteten Radula ist ein Rechteck, dem ein Dreieck aufgesetzt ist. Hier ist der älteste Teil der Radula mit oft recht abgenutzten Zähnen; hinten im Radulasack ist die Zone in der die Zähne neu gebildet werden. Naturgemäß sind sie hier unvollständig.

Die Zähne schließen eng aneinander. Ihre Zacken überdecken sich selbst teilweise. Die ganze Anordnung ist von größter Regelmäßigkeit (Textfig. 13, Schema). Von der Spitze bis zur Radulamitte am hinteren Ende zieht die Mittellinie mit Zähnen, die durch besondere Eigenschaften sich auszeichnen, und parallel dieser Mittellinie folgt links und rechts Linie an Linie und zwar so, daß jede neue Linie um ca.  $\frac{1}{4}$  Zahnlänge im Vergleich mit der vorhergehenden nach vorn verschoben ist. Auf diese Weise kommen Querreihen zustande, die in einem stumpfen Winkel nach vorne auseinanderlaufen, der etwa schwankt zwischen  $100^{\circ}$ — $115^{\circ}$ .

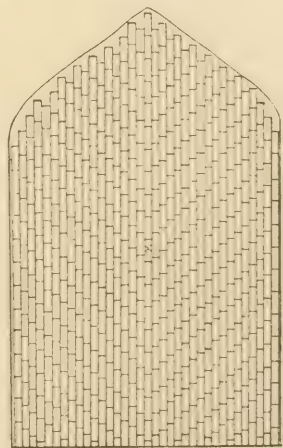


Fig. 13.  
Anordnung der Zähne der  
Radula, schematisch.

### B. Zahnzahl.

Auf der Suche nach einem unterscheidenden Merkmal lag der Gedanke nahe, die Zahnzahl könnte in erster Linie ein solches abgeben.

Zwar ist es nicht leicht möglich, die Gesamtzahl der Zähne anzugeben — schon wegen der in Entstehung begriffenen Zähne hinten — doch kann die Zahl der Zähne der Mittellinie und der Querreihen mit der erwünschten Genauigkeit ermittelt werden. Und diese Zahlen genügen vergleichend statistisch vollkommen. Die Zusammenstellung der Ergebnisse gibt die folgende Tabelle 3; wo die Zahlen fehlen, ist die Zählung nicht gelungen. Die angegebenen Werte dürften genau sein (bis auf 1—2 Zähne). Der Mittelzahn wurde bei den Querreihen je links und rechts mitgezählt (Taïosapi fehlt).

Wie die Tabelle zeigt, ist eine scharfe Abgrenzung der Fundplätze durch die Zahnzahl nicht gegeben. Selbstverständlich genügt die kleine Anzahl der untersuchten Tiere nicht, die Variationsbreite vollständig zu erkennen, wie dies bei den Schalen möglich war. Und doch kann nach den Zählungen kein Zweifel sein, daß für Ofu eine größere Zahnzahl gilt als für Lili. Die Variationsbreite liegt bei Ofu zwischen 104 und 83, bei Lili zwischen 95 und 62 in den Querreihen. Die Form, die Lili in der Schalengröße am nächsten kommt, Amarassi, hat anscheinend dieselbe Zahnzahl, ebenso Tier Nr. 39 von Niki (*Amphidromus laevis?*), die auch in der Größe Amarassi gleicht. Die kleine Nikiform hat auffällig kleinere Zahnzahl, variiert zwischen 70 und 63 in den Querreihen. Es hat den Anschein, als wenn die Größe der Zahnzahl parallel ginge mit der Größe der Schale. Ofu mit den größten Schalen hat auch die größte Zahnzahl. Dann folgen entsprechend den Schalengrößen Amarassi, Lili, Nr. 39, endlich Niki. So könnte man zur Vorstellung kommen, daß die Zahnzahl überhaupt nichts anderes wäre als eine Funktion der Schalengröße. Davon kann aber keine Rede sein, wie ein Vergleich der angegebenen Werte von Schalengröße und Zahnzahl bei Ofu z. B. zeigt. (Vergl. Tier Nr. 6, Nr. 46 usw.) So ist man berechtigt, die Zahnzahl als ein Charakteristikum einer Form eines Fundplatzes zu benutzen, jedenfalls solange man nur ausgewachsene Tiere zum Vergleich heranzieht. Ob solche Tiere, wie sie in meinem Fall in der Tabelle mit unvollkommenem Geschlechtsapparat verzeichnet sind, die aber wohl vollkommene oder fast vollkommene Schalen haben, eine geringere Zahnzahl besitzen als erwachsene Tiere, möchte man aus den Angaben für Lili schließen, kann jedoch mit diesem Material nicht entschieden werden. Wir dürfen sicher annehmen, daß die Tiere, die überhaupt einen Geschlechtsapparat besitzen, ob vollständig entwickelt oder nicht, ihre definitive Größe erreicht haben. Auch Hesse sagt, „ich fand sogar oft, sehr zu meinem Leidwesen, auch bei Individuen



Tabelle 3. Radula-Zahnzahl.

Nr.	Ort	Mittel- linie	Querreihe		Diver- genz- winkel	Scha- len- höhe	Zahl der Win- dungen	Zahl der Windung. des Weich- körpers	Grad der Ausbildung des Geschlechts- apparats
			rechts	links					
1	Ofu	—	—	—	—	—	—		vollkommen
2	"	—	—	—	—	—	—		"
3	"	—	—	—	—	45,2	$6\frac{1}{2}$		"
4	"	—	—	96	105	41,0	$6\frac{1}{2}-6$		"
5	"	—	103	104	—	41,6	$6\frac{1}{2}$		"
6	"	—	84	83	97	44,1	$6\frac{1}{2}-7$		"
7	"	—	85	85	100	38	$6\frac{1}{2}$	5	"
8	"	—	85	86	100	40,8	$6\frac{1}{2}$	$4\frac{3}{4}-5$	"
9	"	—	—	—	—	45,6	$6\frac{1}{2}$	5	"
10	"	—	86	84	100	43,2	$6\frac{1}{2}$		"
11	"	—	94	103	97	40	$6\frac{1}{2}$	5	"
12	"	—	84	85	100	39,4	$6\frac{1}{2}$	$4\frac{1}{2}-5$	"
45	"	141	84	84	100	33,1	6	4	"
46	"	136	89	92	100	31,4	6	4	"
47	"	142	90	89	105	36,4	6	$4\frac{1}{4}-4\frac{1}{2}$	"
13	Oisau-Lili	134	78	75	105			$4\frac{1}{2}$	vollkommen
14	"	144	95	95	110			5	"
15	"	129	87	84	110			4	"
16	"	132	80	78	105			$4\frac{1}{2}-4\frac{3}{4}$	"
17	"	131	79	81	105			$4\frac{1}{2}$	"
18	"	120	79	78	105			4	"
19	"	123	77	77	97			4	"
20	"	—	—	—	—			4	"
21	"	132	77	75	110	28,2	$5\frac{1}{2}$	4	"
22	"	117	77	78	105			$3\frac{3}{4}-4$	unvollständig
23	"	127	81	79	112			4	"
24	"	—	86	—	107	28	5	4	fehlt
25	"	123	82	81	110	28	$5-5\frac{1}{2}$	4	vollkommen
26	"	130	74	72	115			$4\frac{1}{2}-4\frac{3}{4}$	"
27	"	125	74	76	105			4	unvollständig
28	"	110	80	78	105			4	"
29	"	121	74	76	110			$3\frac{1}{2}$	"
30	"	124	74	69	105			4	"
31	"	109	67	66	110			4	"
32	"	114	75	73	100			$3\frac{1}{2}$	"
33	"	115	68	66	110			$3\frac{1}{4}$	fehlt
34	"	106	62	62	117			$3\frac{1}{4}$	"
35	"	98	64	65	110			$3\frac{1}{4}$	"
36	"	112	69	66	105			$3\frac{1}{4}$	"

(Fortsetzung von S. 47.)

Nr.	Ort	Mittel linie	Querreihe		Diver- genz- winkel	Schalen- höhe	Zahl der Win- dungen	Zahl der Windung des Weich- körpers	Grad der Ausbildung des Geschlechts- apparats
			rechts	links					
37	Amarassi	132	78	84	110	35,4	6	4 $\frac{1}{2}$	vollkommen
38	"	128	83	85	110	34	5 $\frac{3}{4}$ —6	4 $\frac{1}{2}$	"
39	Niki	133	85	85	110	40,5	6 $\frac{1}{2}$	4 $\frac{1}{2}$	vollkommen
40	"	126	66	70	110			5	"
41	"	118	66	63	110			4 $\frac{1}{2}$	fast vollkommen
42	"	110	65	67	105			4 $\frac{3}{4}$	unvollständig
43	"	114	66	66	105			4 $\frac{1}{4}$	"
44	"	112	65	65	110			4	erste Anlage.

## Mittelwerte.

Fundort	Radula-Zahnzahl			Divergenzwinkel
	Mittellinie	rechte Reihe	linke Reihe	
Ofu	139,7	88,4	90,1	100,4°
Lili	127,7	80,1	79,1	107,5°
Amarassi	130	80,5	84,5	110°
Niki Nr. 39	133	85	85	110°
Niki	116	65,6	66,2	108°

mit vollständig ausgebildetem Gehäuse nicht selten die Genitalien noch durchaus jugendlich und nicht zur Begattung geeignet“. Für die Mittellinie ist eine kleinere Zahl bei jugendlichen Individuen verständlich, schwerer für die Zahlen in den Querreihen, weil bei keiner der untersuchten Radulae seitlich neue Reihen angesetzt werden und jede Zählung der Querreihen, ob vorn oder hinten in der Radula, gleiche Resultate gibt — höchstens mit Differenzen von 1—3 Zähnen, also Differenzen, die nicht größer sind als die Variationen der Zahnzahl von linker und rechter Seite. Die besprochenen Angaben über Zahnzahl gestatten zweifellos die Annahme, daß die 5 (6) anatomisch untersuchten Formen ihre charakteristischen Zahnzahlen haben, daß dieselben jedoch transgredieren. Besonders zu betonen ist die verschiedene Zahnzahl der beiden Nikiformen, Nr. 39 einerseits und 40—43 andererseits; und zwar deshalb, weil man hier nach der Schale allein geschlossen, in Versuchung käme, beide Formen zusammen zu werfen. Im späteren wird sich zeigen,

daß die beiden Formen auch in anderen anatomischen Merkmalen wesentlich verschieden sind.

Die Mittelwerte der Zahnzahlen gibt die Tabelle 3.

Der Divergenzwinkel, der nur auf einige Grade genau angegeben werden kann, da die Radula nie ganz oben zu liegen kommt, ist bei Ofu am kleinsten.

### C. Zahnform.

Ebenso wie die Zahnzahl habe ich versucht, die Zahnform auszunutzen. In der Zahngröße besteht bei den Fundplätzen kein erkenn-

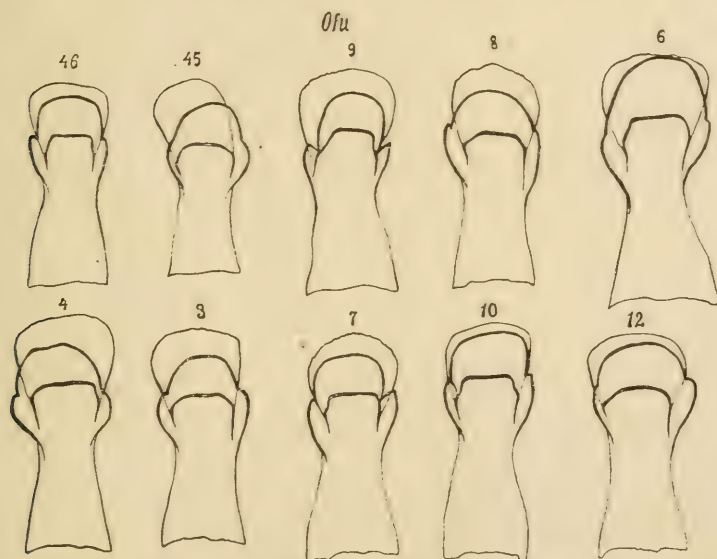


Fig. 14. Zähne der Mittellinie von Ofu; gezeichnet mit Zeiß Obj. 8 mm Occul. 18  
Zeiß Zeichenapparat nach Abbé. Vergr. ca. 720  $\times$ .

barer Unterschied. Wohl aber bei der Zahnform. Um die zu besprechen-  
den Unterschiede erläutern zu können, muß ich erst die allgemeine  
Zahnform beschreiben. Die Grundlage des Zahnes bildet eine Platte,  
von langgestreckt rechteckiger Form, auf der sich etwa von der Mitte  
gegen das vordere Drittel eine beträchtliche Verdickung aufbaut, die  
langsam aufsteigt und steil abfällt. Sie bildet an der höchsten Stelle  
einen Grat, der eine charakteristische Linie ergibt. Das ist die Quer-  
linie in den Abbildungen (vergl. Textfig. 14 und 15). Von da ragen  
nach vorn oben schaufelartige, scharfe Fortsätze — der Zahl nach in  
der Hauptsache zwei große (vergl. Textfig. 16, S. 52) —, mit Aus-



nahme der Zähne der Mittellinie, die symmetrisch sind und nur einen großen Fortsatz mit eventuell zwei kleinen seitlichen Zacken haben (Textfig. 14). Da die Zähne in den verschiedenen Teilen der Radula sich ändern, ist es notwendig, die Vergleichszähne immer von denselben Stellen zu nehmen. Die Textfig. 16—21 geben für die verschiedenen Fundplätze einen gleichen kleinen Ausschnitt aus der Mitte der Radula von der Stelle, von der die ersten vollständigen Querreihen ausgehen (+ im Schema, S. 45). Durch die Dicke der Linien wurde versucht, eine Vorstellung davon zu geben, wie die Zacken der Radula sich überdecken.

Vergleichen wir vorläufig die Mittelzähne der großen Ofuform (Textfig. 14). Die einzelnen Zähne aus der Abbildung sind derselben Stelle entnommen — jeder Zahn aus einer anderen Radula — und tragen die Nummer des Tieres, dem sie angehören. (Nur Lage der Mittelzähne Nr. 4, 3, 7, 10, 12 in der Radula kann nicht genau angegeben werden.) Wir erkennen, daß innerhalb dieses Fundortes Variationen vorkommen, indem die große Schaufel einheitlich sein kann, höchstens Andeutungen von Nebenzacken besitzt (Tier Nr. 45, 6, 4, 3, 12) oder diese stärker ausgeprägt sind (Nr. 46, 9, 8, 7, 10). Der Quergrat im vorderen Drittel des Zahnes bildet, wenn er flach liegt, von oben gesehen, eine gerade Linie auf seiner Kulmination. Die Form dieses Grates ist sehr prägnant und fällt im mikroskopischen Bild am ersten auf.

Der Mittelzahn von Amarassi ist gleich, wie es scheint (Textfig. 15). Anders aber Nr. 39 von Niki-Niki und die Zähne von Lili. Bei Nr. 39 haben wir zwar, wie bei Ofu, nur Andeutungen von Nebenzacken, aber der Quergrat hat sich geändert, indem er herzförmig eingesenkt ist (vergl. Zahn Nr. 39). Bei der anderen Nikiform sind starke Nebenzacken vorhanden (41—43). Der Quergrat ist schwach sattelförmig eingesenkt, selten flach. Äußerst interessant ist nun die Form der Zähne der Mittellinie von Nr. 44. Von ihrem ersten bis zum letzten Zahn haben wir an der einen Seite eine starke Zacke wie bei Niki (41—43), auf der anderen Seite nur eine Andeutung der Nebenzacke, wie sie das Tier Nr. 39 besitzt. Der Quergrat ist ganz leicht gewellt. Die Form drängt die Vorstellung auf, daß wir es hier mit einem halbseitigen Bastard von Nr. 39 und Niki-Niki zu tun haben. Schon die Schalen ließen darauf schließen, daß eine Bastardierung dieser beiden Formen vorkomme. Hier scheint eine weitere Andeutung dazu vorzuliegen.

Betrachten wir die Form der Zähne der Querreihen, so muß in erster Linie festgestellt werden, daß sie sich ändert, je weiter wir von der Mittellinie dem Rande der Radula entgegengehen. Die Form der

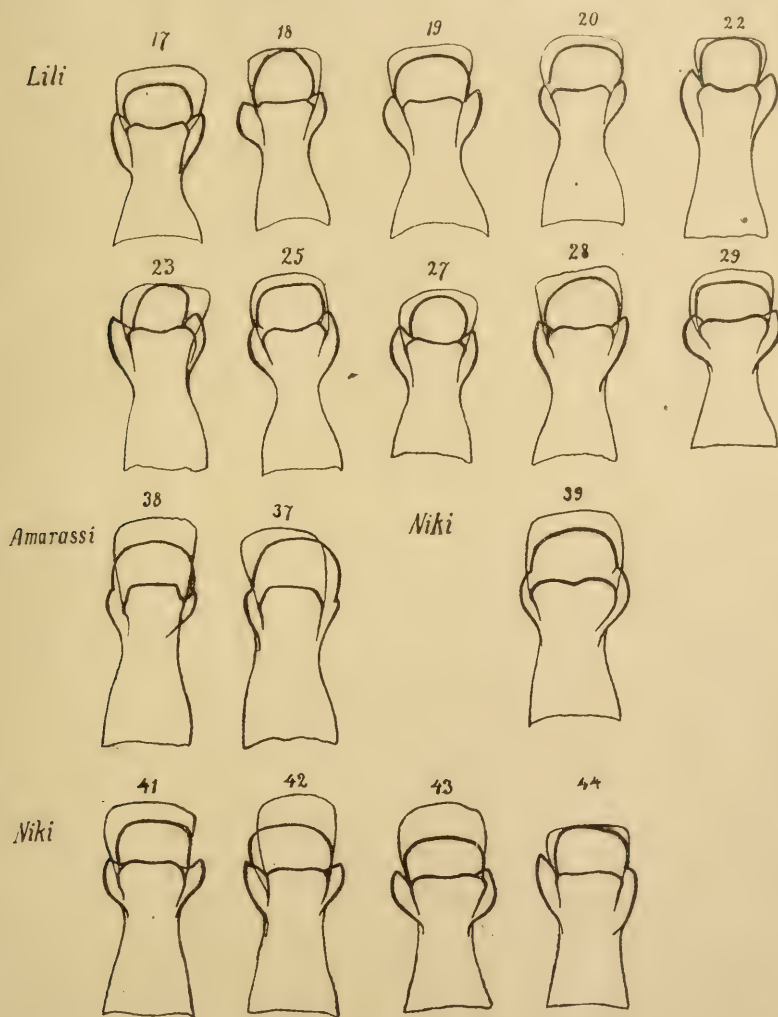


Fig. 15. Mittelzähne von Lili, Amarassi, Nr. 39 und Niki; gezeichnet wie Fig. 14.  
Vergr. 720  $\times$ .

Nachbarzähne der Mittellinie von Ofu, erste und zweite Längsreihe links und rechts von der Mitte, zeigt Textfig. 16. In der rechten Seite liegen die Zähne flach und geben das beste Bild. Die beiden Schaufeln sind

fast gleich groß und treffen etwas nach innen von der Mitte des Grates zusammen. So ergibt sich ungefähr das Bild eines Reißzweckenhebers. Die vier isoliert gezeichneten Zähne sind einer rechten Querlinie entnommen, die von der Stelle der Radula ausgeht, die wir vergleichend betrachten. Der 21. Zahn zeigt rechts unten eine kleine, dritte Zacke,

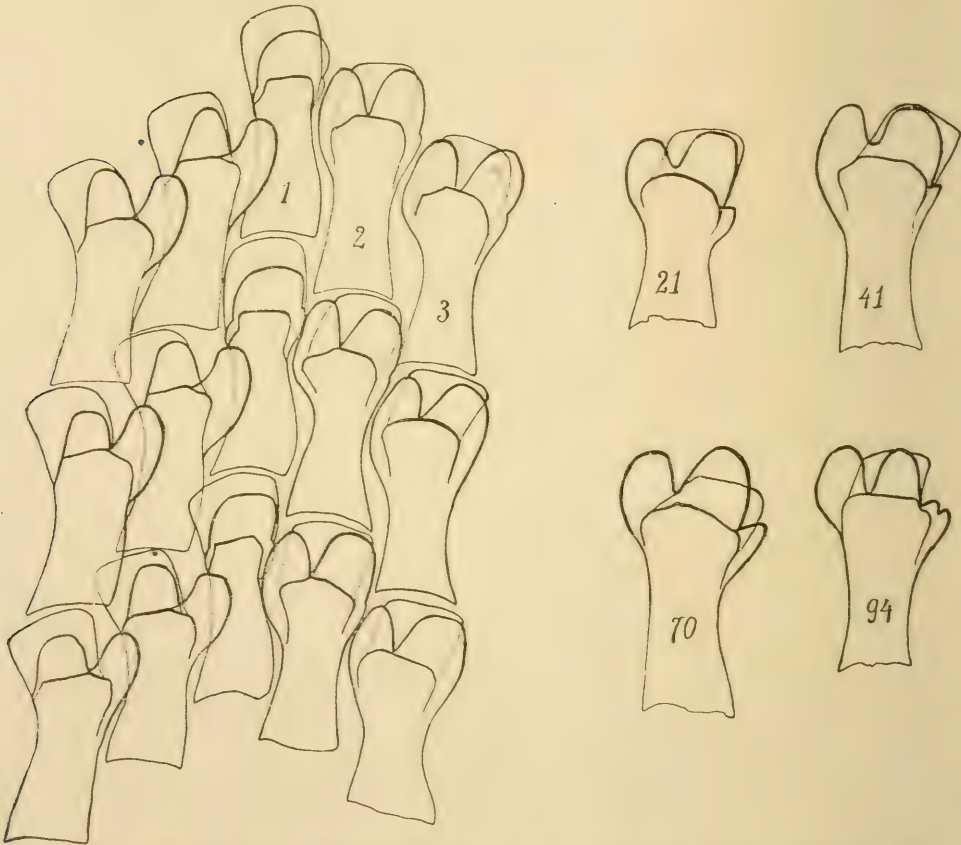


Fig. 16. Stück aus der Radulamitte mit Zahn 21, 41, 70 und 94 einer Querreihe von Tier Nr. 11 von Ofu; gezeichnet wie Fig. 14. Vergr. ca. 720  $\times$ .

welche übrigens schon an den Nachbarzähnen der Mittellinie mehr oder weniger angedeutet ist. Variationen innerhalb derselben Radula in dieser Beziehung können vor. Diese dritte Zacke zeigt sich auch weiter am 41., 70. und endlich am Rande der Radula, am 94. Zahn. Eine kleine Größenzunahme und -Wiederabnahme der Zähne von der Mitte



der Radula nach dem Rande zu (siehe Zahn 21, 40, 70, 94) ist für Ofu wie auch für alle folgenden Formen charakteristisch.

Den besprochenen Verhältnissen am nächsten kommt Amarassi (Textfig. 17). Es unterscheidet sich nur dadurch, daß die Schaufeln ungleich sind, die inneren kleiner als die äußeren; außerdem treffen sie sich nicht auf der Mitte, sondern mehr nach der inneren Seite des Quer-

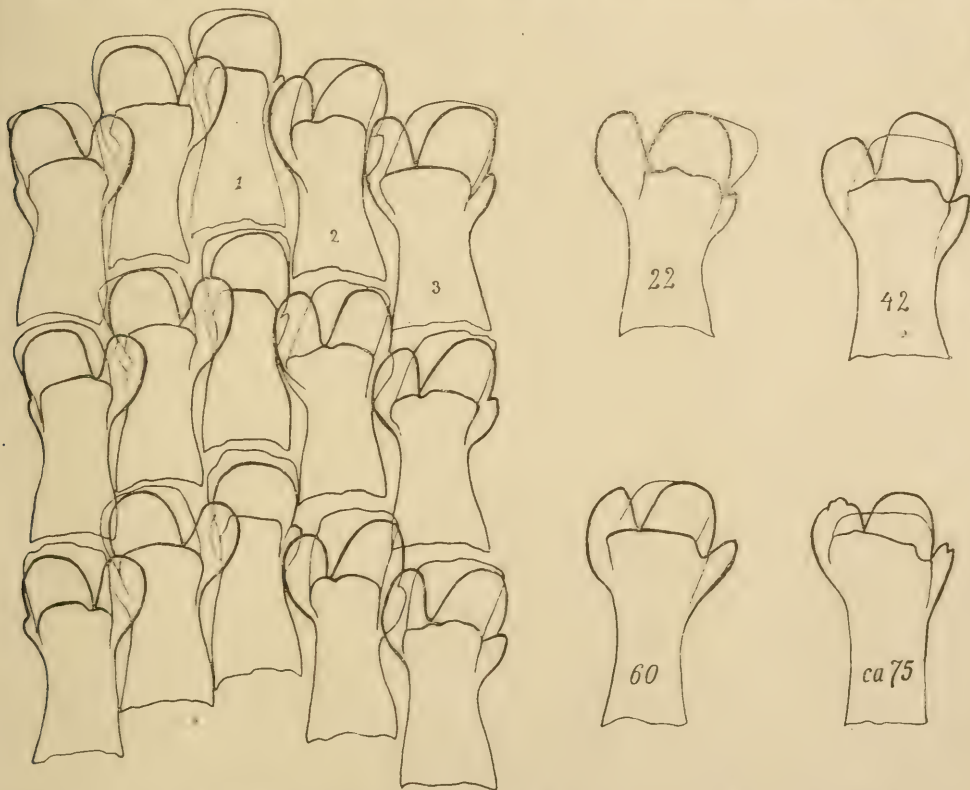


Fig. 17. Stück aus der Radulamitte mit Zahn 22, 42, 60 und 75 einer Querreihe von Tier Nr. 37 von Amarassi. Vergr. 720  $\times$ .

grates zu. Nach dem Rande der Radula zu ändert sich die Form der Zähne ähnlich wie bei Ofu (siehe Zahn 22, 42, 60, 75), verliert den typischen Charakter, was überhaupt für alle die seitlichen Zähne der verschiedenen Fundorte in gleicher Weise gilt. Deshalb können wir sie von jetzt ab außer Betracht lassen.

Bei Lili ist das Bild der Nachbarzähne der Mittellinie (Textfig. 18) ähnlich dem eben geschilderten, nur sind bei Ofu die Schaufeln gleich-

wertig, etwas weniger bei Amarassi, noch weniger bei Lili, indem hier die Innenschaufel seitlicher wird. Diese Eigenschaft wird verstärkt bei Niki Nr. 41—43 (Textfig. 19) und ist am auffälligsten bei *Amphidromus laevis* Nr. 39 (Textfig. 20). Die äußere Schaufel liegt bei ihr in der Richtung der Grundplatte des Zahnes, die innere ragt stark nach der Mitte zu über den Nachbarzahn. Es bleibt noch übrig, Tier Nr. 44

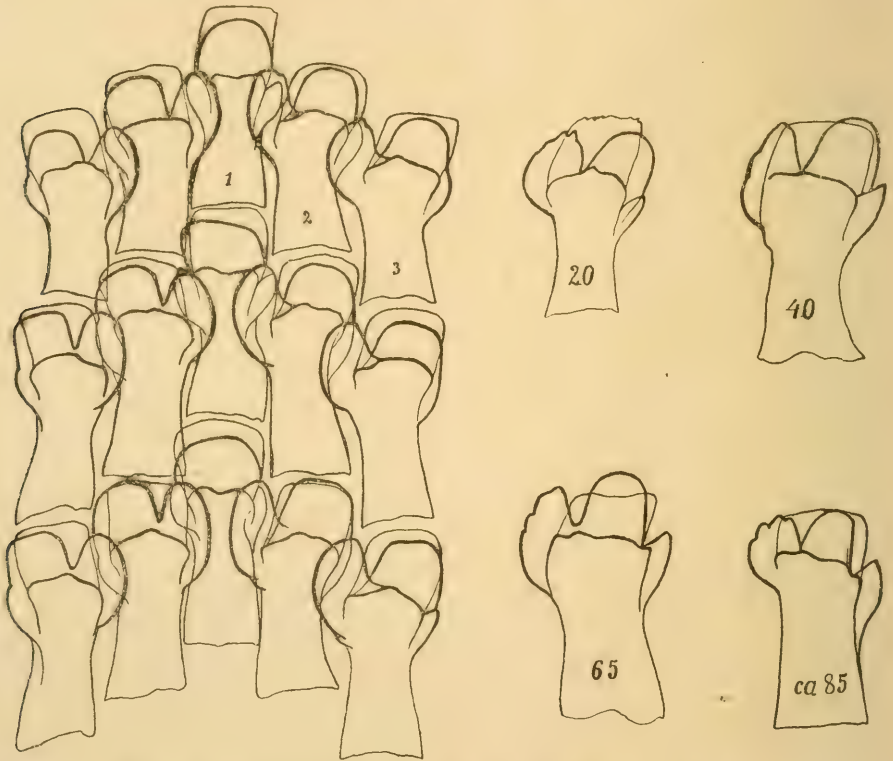


Fig. 18. Stück aus der Radulamitte mit Zahn 20, 40, 65 und ca. 85 einer Querreihe von Tier Nr. 14 von Lili. Vergr. ca. 720  $\times$

von Niki als besonders interessant zu besprechen (Textfig. 21). Es ist das Tier mit dem unsymmetrischen Mittelzahn. Die Unsymmetrie fällt namentlich auf, wenn man die ganze Mittelreihe vor sich hat. Durch die Verdeckung der Schaufeln wird es im Bild nicht so prägnant wie in Wirklichkeit. Für die Seitenzähne ist auffällig, daß die beiden Schaufeln wieder mehr in die gleiche Richtung zu liegen kommen. Der ganze Zahn ist etwas kleiner.

**D. Vergleichsergebnisse.****Mittelzähne.**

Ofu: Quergrat der Mittelzähne gerade, selten etwas eingesenkt (Nr. 10).

Seitenzacken schwach oder nur angedeutet.

Amarassi: Wohl ebenso.



Fig. 19. Stück aus der Radulamitte von Tier Nr. 41 von Niki.

Vergr. ca. 720  $\times$ .

Niki Nr. 39: Quergrat herzförmig eingesenkt. Seitenzacken schwach oder nur angedeutet.

Niki Nr. 41—43: Quergrat schwach sattelförmig eingesenkt. Seitenzacken stark.

Lili: Quergrat stärker sattelförmig eingesenkt. Seitenzacken stark.



## Nachbarzähne der Mittellinie.

Ofu: Schaufeln fast gleichwertig, wenig nach innen von der Mitte des Grates sich treffend.

Amarassi: Innere Schaufel kleiner. Zusammentreffen mehr nach der inneren Seite des Quergrates zu.

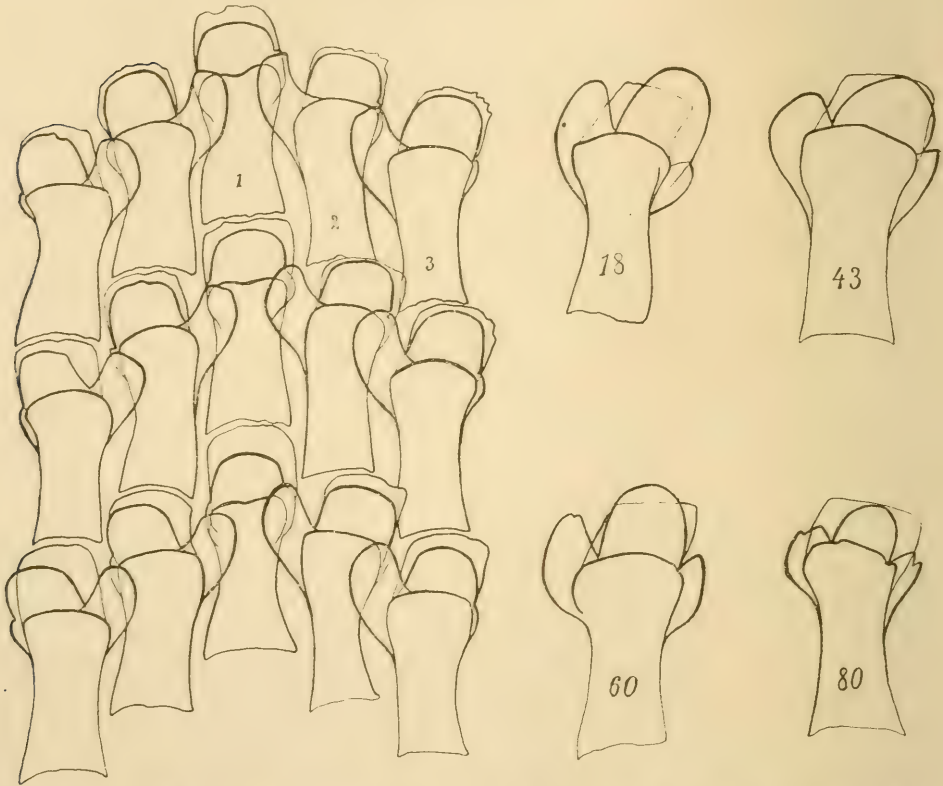


Fig. 20. Stück aus der Radulamitte von Tier Nr. 39 von Niki mit Zahn 18, 43, 60 und 80 einer Querreihe. Vergr. ca. 720  $\times$ .

Lili: Innere Schaufel rückt noch mehr nach der Innenseite.

Niki: Diese Eigenschaft verstärkt sich.

Niki Nr. 39: Diese Eigenschaft ist hier am ausgeprägtesten. Schaufeln sind ungleichwertig geworden.

Für unsere Zwecke ergibt sich das wichtige Resultat, daß die fünf besprochenen Timorformen typisch geprägte Zähne haben und voneinander ähnlich abweichen wie in der Beschaffenheit der Schale, wenn

die Unterschiede bei den Zähnen auch schwer zu fassen und scheinbar gering sind. Aus diesem Grunde ist es verständlich, daß die Autoren im allgemeinen die Zahnform von *Amphidromus* wenig berücksichtigt haben und der Meinung sind, daß sie für die ganze Gattung übereinstimmend sei. Cf. Wiegmann, Band 24. 1898.

Aus dem Abbildungsmaterial, das in der Literatur vorliegt (Wiegmann: *sinistralis*, *adamsi*, *porcellanus*; Semper: *maculiferus*, *sinistralis*, *contrarius*; Jacobi: *sinistralis chloris*; Sarasin: *contrarius*, *sinistralis*, *Kruijti*), ist anzunehmen, daß die Unterschiede der Zahnformen der verschiedenen *Amphidromus*-Arten nicht groß sind, daß aber welche vorhanden sind und es deshalb notwendig ist, ihnen nachzugehen. So sehr die Autoren sich zur Erkenntnis durchgerungen haben, daß der „Schalenkultus“ aufzugeben sei, so steckt er ihnen doch noch zu sehr im Blute, als daß sie einem anderen Merkmal mit derselben Liebe nachgingen wie der Schale.

Als Kuriosität sei erwähnt, daß Tier 28 und 35 von Lili eine vollständige Längsreihe Doppelzähne hat.

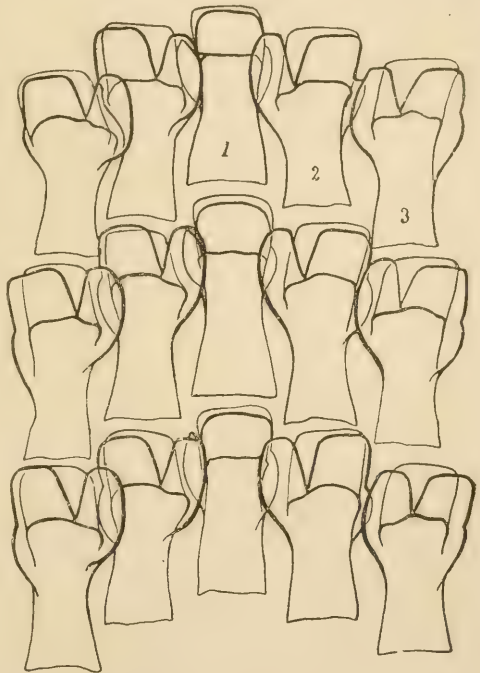


Fig. 21: Stück aus der Radulamitte von Tier Nr. 47 von Niki. Vergr. ca. 720  $\times$ .

## VI. Der Geschlechtsapparat.

Fassen wir zusammen, was bis jetzt gefunden wurde, so können wir, abgesehen von der „subjektiven Gewißheit“, daß verschiedene Arten vor uns sind, kein sicheres Kriterium zur Unterscheidung ins Feld führen. Im allgemeinen zeigten alle untersuchten Merkmale Transgressionen. Der Fall liegt ganz analog wie bei *Helix nemoralis* und *H. hortensis*. Zum Glück geht aber die Parallele so weit, daß hier wie dort der Geschlechtsapparat ein Merkmal liefert, das ausreicht zur Trennung. Ein Merkmal, das anscheinend nicht transgrediert.

Der Geschlechtsapparat von vielen *Amphidromus*-Arten, auch von timoresischen, ist verschiedentlich abgebildet und beschrieben worden.

Seine Bedeutung als artunterscheidendes Merkmal wurde nie gebührend erkannt.

### A. Bau des Geschlechtsapparates.

Die Geschlechtsöffnung (Textfig. 22) führt in die Penisscheide (i) und Vagina. Die Vagina (f) teilt sich an ihrem Grunde, geht über in Uterus (e) und in den Kanal, der zum Receptaculum seminis führt, den Samentaschenkanal (d), der die direkte Fortführung der Vagina ist. Der Uterus sproßt seitlich heraus, ist sehr stark gewunden und nimmt an seinem Ende den Zwittergang auf, der ausgeht von der Zwitterdrüse. Diese ist eingebettet in die Leber und kann bei meinem Material nicht isoliert werden. Dem Ende des Uterus sitzt die Eiweißdrüse (a) auf. Am Grunde des Uterus verläßt das vas deferens (g) denselben und mündet ins Flagellum nicht ganz an seinem Ende. Das Flagellum tritt am hinteren Ende in die Penisscheide und in den Penis ein, durchbohrt letzteren seiner ganzen Länge nach und endet an seiner Öffnung. An der Eintrittsstelle geht die Penisscheide über in den Penis, beide sitzen



Fig. 22. Geschlechtsapparat von Tier Nr. 39.  
a) Eiweißdrüse, b) Zwittergang, Zwitterdrüse angedeutet, c) Samenblase, d) Samenblasengang, e) Eileiter, f) Vagina, g) vas deferens, h) Geschlechtsöffnung, i) Penisscheide, k) Flagellum, l) Rückziehmuskel.

dem Flagellum fest auf. Ein schematischer Querschnitt durch die Penisscheide in der Penisregion ergibt das Bild der Textfig. 23: außen ist die Penisscheide (a), darauf folgt ein Hohlraum, hierauf die Muskel-



massen des Penis (b), wieder ein Hohlraum und endlich das Flagellum (c), dessen Lumen im Querschnitt kreuzförmig ist. Das Flagellum ist durch den musculus retractor an der Körperwand befestigt. Die Nomenklatur über die letzterwähnten Organe ist in der Literatur nicht einheitlich. Was wir Penis bezeichnen, wird öfter Penisapille genannt. Die hier angewendete Ausdrucksweise scheint am geeignetsten und kann nicht zu Mißverständnissen führen.

Weitere Anhangsorgane, wie fingerförmige Drüse, Liebespfeilsack und Liebespfeil, fehlen dem Geschlechtsapparat. Diese Ausrüstung kehrt

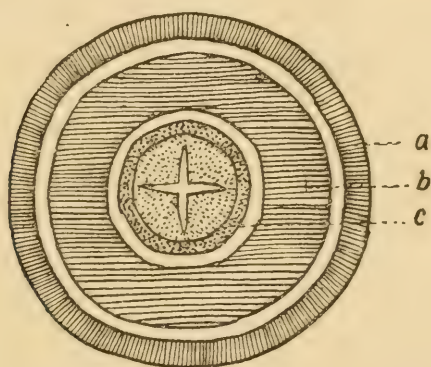


Fig. 23. Schematischer Querschnitt durch die Penisscheide.

a) Penisscheide, b) Penis, c) Flagellum.

bei allen untersuchten Formen wieder, ohne deutlich erkennbare Unterschiede im Grundplan. Deshalb kann es sich für uns nur darum handeln, festzustellen, ob konstante Maßunterschiede einzelner Teile nachgewiesen werden können. Da es schwierig ist, genaue Maße an Material das länger in Alkohol gelegen hat und schon der Form wegen schwer zu fassen ist, anzugeben, so ist es ratsam, nur die auffälligsten Zahlenunterschiede zu berücksichtigen. Eine Zusammenstellung der Maße und Mittelwerte in mm gibt die folgende Tabelle 4. Dabei ist noch technisch zu bemerken, daß der Uterus gemessen wurde, ohne die Windungen zu lösen, also wie er vorliegt. Nur der Samenblasengang ist von ihm gelöst und getrennt gemessen worden.



(Fortsetzung von S. 60.)

Nr.	Ort	Zwittergang	Uterus	Samenblasen- kanal	Samenblasen- länge	Samenblasen- breite	Uterushals bis vas deferens	Penisscheide + Vagina	Vas deferens	Flagellum bis vas deferens	Flagellumende vom vas deferens	Verhältnis vom Flagellum zur Flagellumspitze	Entwicklungs- grad der Eiweißdrüse
37	Amarassi	9	20	20	2	1½	1½	15	11	5	1½	3,33	vollkommen
38	"	8½	17	18	2	1½	1½	13	10	5	1½	3,33	"
39	Niki	14	22	25	3	2	3	12	14	13	2	6,5	vollkommen
40	Niki-Niki		14	17½	1½	1	1	10	9½	9	2	4,5	vollkommen
41	"		16	17½	1½	1	1½	9	11	8	1½	5,33	unvollkommen
42	"	9	14	14	1	1	1	9	9	5	1	5,00	"
43	"												"
44	"												"

## Mittelwerte:

Ofu . . .	9,5	19,9	19,17	2,55	1,77	2,23	12,8	10,63	7,58	3,7	2,5
Oisau-Lili .	9	14,20	14,77	2,22	1,44	1,30	11,64	11,03	4,07	1,55	2,62
Amarassi . .	8,75	18,5	19	2	1,50	1,50	14	10,50	5	1,5	3,33
Niki Nr. 39 .	14	22	25	3	2	3	12	14	13	2	6,5
Niki-Niki .	9	14,66	16,33	1,33	1,00	1,17	9,33	9,83	7,33	1,50	4,88

## B. Das Flagellum.

Mir scheinen allein die Maße des Flagellums zur Unterscheidung meiner Formen wichtig zu sein. Die Länge des Flagellums von der Penisscheide bis zur Einmündung des vas deferens variiert bei:

Ofu, große Form, zwischen 5 und 12 mm

Lili " 2½ " 6 "

Niki " 5 " 9 "

und ist bei

Amarassi 5 mm

Niki Nr. 39 13 "

Die Flagellumspitze vom vas deferens ab variiert bei:

Ofu zwischen 2½ und 5 mm

Lili " 1 " 2½ "

Niki " 1 " 2 "

und ist bei

Amarassi 1½ mm

Niki Nr. 39 2 "



Schon bei den absoluten Maßen fällt auf, daß die Länge zwischen Ofu und Lili kaum transgrediert, daß die kleine Niki-Form ein unverhältnismäßig langes Flagellum hat wie die große Ofu-Form, cf. Mittelwerte, daß dagegen das Flagellum-Ende nur so lang ist wie bei

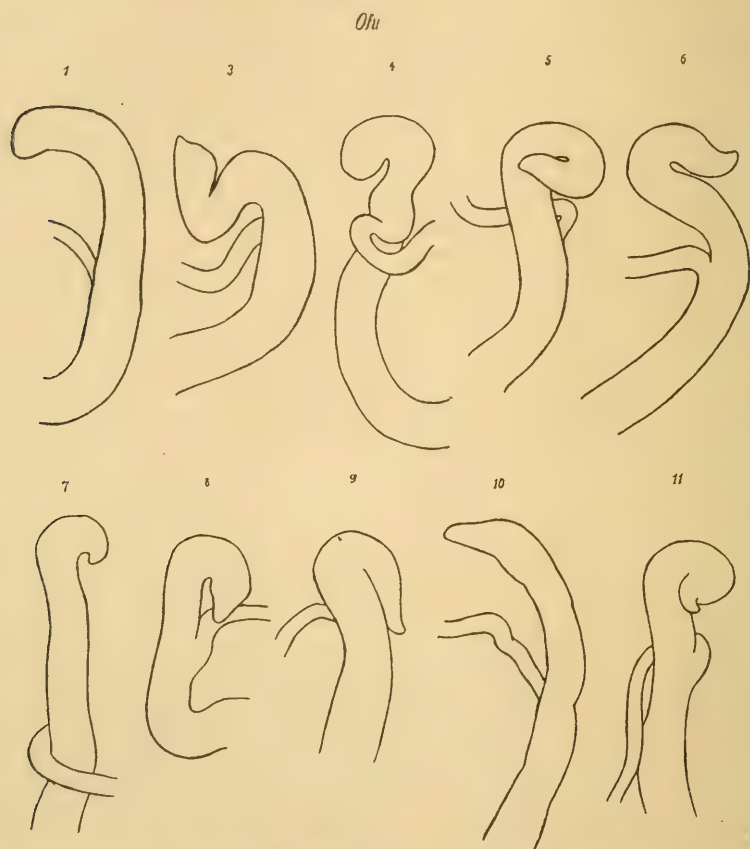


Fig. 24. Flagellum und ein Stück vom vas deferens von Ofu mit den Nummern der Tiere, denen sie angehören; gezeichnet mit Zeiß Zeichenapparat nach Abbé.

Lili. Am auffälligsten jedoch werden die Unterschiede durch das Verhältnis von Flagellumspitze zu Flagellum. Das Flagellum ist bei

Ofu	2,05,
Lili	2,62,
Amarassi	3,33,
Niki	4,88,

Nr. 39 6,5 mal so lang als die Flagellumspitze. Vergleichen wir diese Verhältniszahlen bei den einzelnen Tieren, so zeigt sich, daß Transgressionen zwischen den fünf Formen kaum vorkommen.

Zu diesen Maßunterschieden kommt ein weiterer nicht weniger erwünschter und prägnanter Unterschied der Form. Das Flagellum mit dem Flagellumschwänzchen von der Einmündung des vas deferens ab ist bei der großen Ofuform (Textfig. 24) in seiner ganzen Länge

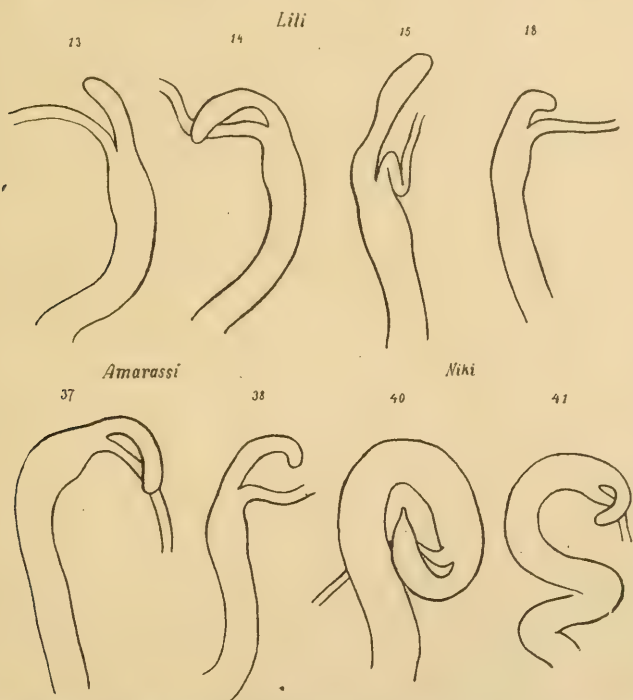


Fig. 25. Flagellum mit vas deferens von Lili, Amarassi, Niki. Dieselbe Vergrößerung wie Fig. 24, gezeichnet mit Zeiß Zeichenapparat nach Abbé.

gleich dick. Ganz anders bei allen übrigen Formen (Textfig. 25). Bei Lili, Niki, der kleinen Ofuform und bei Amarassi schwillt das Flagellum vor der Einmündung des vas deferens etwas an und es macht den Eindruck, als ob es nach der Anschwellung sich in zwei Zweige aufteilt, in das vas deferens und das dünne blinde Ende des Flagellums, welches gegen seine Spitze meist eine schwache Verdickung zeigt. Unterschiede zwischen Lili, Amarassi, Niki sind darin nicht vorhanden. *Amphidromus laevis* (?) (Nr. 39 von Niki) Textfig. 22, S. 58 ist im Prin-

zip gleich, nur ist die Verjüngung des Flagellums nach der Einmündung des vas deferens etwas mäßiger, wenn man so will, ist Nr. 39 ein Mittelglied zwischen Ofu und Niki.

Das angeführte Unterscheidungsmerkmal transgrediert zwischen Ofu und den übrigen Schnecken nicht bei dem untersuchten Material. Es würde also mit Sicherheit gelingen, schon allein aus der Flagellumform die große Ofuschnecke zu erkennen. Da die Flagellummaße ebenso wichtig und zwar typisch für jede der einzelnen Formen sind, werden wir die Befunde für die Frage der Abgrenzung später ausnutzen.

Für die übrigen Teile des Geschlechtsapparates mit noch einer gleich zu besprechenden Ausnahme können wir, wie schon gesagt, weder im Maß noch in der Form unterscheidende Merkmale finden. Der Samenblasengang mit der Samenblase reicht zum Beispiel bei ein und derselben Form oft kaum bis an den Grund der Eiweißdrüse, oft aber beträchtlich darüber hinaus (vergl. Maße der Tiere Nr. 8 und 11, auch Abbildung von Tier Nr. 39, Textfig. 22, S. 58). Der Samenblasengang verjüngt sich ferner bald plötzlich, bald allmählich (Abbildung von Nr. 39), ohne darin für einen Fundort Übereinstimmung zu zeigen. Erwähnt sei noch, daß Penisscheide und Vagina mehrerer Lilitiere durch einen ganz engen Kanal verbunden sind.

### C. Der Penis.

Schicken wir voraus, daß mit der Möglichkeit zu rechnen ist, daß durch die Fixierung die Form des Penis, auf die wir in der Hauptsache achten, beeinträchtigt ist und wir vor der Aufgabe stehen, Zufälligkeiten bei der Bewertung auszuschalten. Das Vergleichsresultat dürfte jedenfalls ganz eindeutig sein. Nehmen wir es vorweg:

Wir finden derart auffällige Unterschiede zwischen den einzelnen Formen, daß sie zweifellos von höchster Wichtigkeit für die Abgrenzung sind. Im wesentlichen sei auf die unretouchierten Photos verwiesen, als die besten und objektivsten Zeugen. (Vergrößerung 8,4.) Die Beschreibung sei so kurz wie möglich. Die Penisscheide wurde am Grunde des Penis durchschnitten und so Penis mit Flagellum, musculus retractor und manchmal noch mit vas deferens vom übrigen Geschlechtsapparat abgetrennt.

Der Penis der Niki-Tiere Nr. 40—44 (vergl. Taf. Nr. 1—4) ist am leichtesten zu beschreiben. Er ist oval zapfenförmig, an der Spitze



und den Seiten schön abgerundet, fast glatt, im Querschnitt breit oval. An der einen Breitseite verläuft im mittleren Drittel schräg ein tiefer schmaler Spalt, in dessen Grunde die Geschlechtsöffnung ist; vergl. Bild 1, das den Penis von Tier Nr. 40 von der Öffnungsseite darstellt. Bild 2 zeigt seine Rückseite, die schön regelmäßig abgerunde ist. (Dies Bild zeigt nebenbei bemerkt das Flagellum mit der Einmündung des vas deferens und den musculus retractor sehr schön.) Die Tiere Nr. 42 und 43 besitzen genau denselben Penis. Bei Nr. 44 ist er noch zu klein, das Tier noch zu jung; um bestimmtes aussagen zu können. Bei Nr. 41 (Bild 3 und 4 Vorder- und Rückseite) scheint die Form etwas abgeändert, der Typus ist jedoch gleich. Auch dies Tier ist noch nicht ganz ausgewachsen.

Da Tier Nr. 39 von Niki schon bei Kiefer, Radula und Flagellum auffällige Besonderheit erkennen ließ, sind wir nicht überrascht, einen anderen Penis zu finden wie bei den anderen Nikitieren. Bild 5 zeigt denselben von der Öffnungsseite, Bild 6 von der Gegenseite. Im ganzen steht diese Form der von Niki am nächsten, ist glatt, im Querschnitt breit oval und gleicht in der Rückseite (Bild 6) ganz dem Nikipenis (Bild 2), ist aber größer und unterscheidet sich nun namentlich in der Öffnungsseite. Die Furche, die zur Öffnung führt, verläuft in der Richtung zwar gleich, ist aber flach und breit und sinkt ganz allmählich ein und gleicht nicht im entferntesten der Spalte der Tiere Nr. 40—44.

Die großen Ofutiere Nr. 1—12 und 45—47 zeigen unter sich in der Penisform die größte Übereinstimmung. Der Querschnitt ist oval, die Gesamtform der Breitfläche ist etwa bohnenförmig. Bild 7 zeigt diese von Tier Nr. 10, Bild 8 von demselben Tier von der Schmalseite. Gelegentlich scheint der Penis in der Längsachse gestreckter, fast abgestumpft kegelförmig (Bild 9 und 10 von Tier Nr. 8 und 3; möglicherweise sind diese etwas mazeriert, dadurch in der Form verändert). Zum Unterschied von Niki und Nr. 39 ist hier die Öffnung an der Schmalseite, etwa in halber Höhe des Penis, von einer etwas wulstigen Lippe umrandet. Die Penisspitze kann mehr oder weniger gegen die Öffnung zugebogen sein (Bild 9 und 10).

Der Penis der Amarassitiere ist vollständig verschieden von den bisher beschriebenen. Bild 11 und 12 Fig. 27 zeigen denselben von *Amphidromus „suspectus“* von der Öffnungsseite in zwei Lagen, Fig. 13 von *„contrarius“*. Abgesehen von Zufälligkeiten (der von *contrarius* ist eingebogen) gleichen sich die beiden vollständig und es sind als wesent-



Fig. 26.

11



12



13



14



15



16



17



18



19



20



21



5\*

Fig. 27.



liche Merkmale hervorzuheben, daß die ganze Form fast drehrund, schlank ist, sich nach der Spitze zu etwas verjüngt, die Öffnung der Spitze nah rückt. Sie ist an der Unterseite eingefäßt von einer gebogenen Lippe (im Bild 12 links oben, bei 13 an der Konkavseite oben), in die hinein von der Penisspitze Falten verlaufen, wodurch die Vorstellung einer Einstülpung erweckt wird. Die Längsfurche von Bild 12 ist ziemlich sicher ein Fixierungsprodukt.

Der Penis der Lilitiere (Nr. 13—32) endlich zeigt ebenfalls eine ganz spezifische Form, die mit keiner der jetzt beschriebenen verwechselt werden kann. Er ist am größten, im ganzen klobig, mehr oder weniger drehrund und verjüngt sich nicht gegen die Spitze zu. Bild 14 zeigt die Öffnungsseite von Tier Nr. 19. Die Öffnung selbst ist V-förmig und liegt unter der Spitze. Bild 15 zeigt die Rückseite. Bild 16 von Tier Nr. 18 gibt die Öffnung im Profil (im Bild links); Bild 17 ist die Gegenseite. Bild 18 und 19 stammen von zwei noch nicht erwachsenen Tieren (Nr. 20 und 29). Ein Teil des Lilimaterials ist nicht gut fixiert und hat Schrumpfung wie Bild 20 (Öffnungsseite) und Bild 21 (Gegenseite) von Tier Nr. 16 zeigen.

Fassen wir diese Vergleichsresultate kurz zusammen, so können wir feststellen, daß wir im Penis ein Unterscheidungsmerkmal „par excellence“ (bei *Helix nem.* und *hort.* war es der Liebespfeil. Lang) für unsere Formen gefunden haben.

In der Amphidromusliteratur ist der Penis als Unterscheidungsmerkmal noch nicht benutzt worden. Jacobi gibt eine Abbildung für *chloris* und *interruptus*, zwei Formen, die nicht in den Kreis unserer Amphidromus gehören, der wir die interessante Tatsache entnehmen, daß dort die Öffnung endständig ist. Wieder auf eine andere Form des Penis läßt die Abbildung von Wiegmann für *Amphidromus porcellanus* (Wiegmann 1898, Taf. 31, Fig. 94) und *Amphidromus adamsi* (Wiegmann 1894, Taf. 14, Fig. 9) schließen. Also können wir hieraus entnehmen, daß die Ergebnisse unserer Befunde wohl allgemeine Gültigkeit haben werden.

Andere innere Organe für unsere Zwecke auszunützen, gelang nicht; Unterschiede fanden wir (Abstand der Niere vom Mantelrand. Länge der Niere, Tiefe des Lungensackes), sie sind aber so stark transgredierend, daß wir sie übergehen können.

## VII. Zusammenfassung der Resultate der ganzen Untersuchung.

Schon einleitend mußten wir feststellen, daß jeder Fundplatz im Gesamteindruck die Vorstellung einer geschlossenen systematischen Einheit erweckt. Die genaue Schalenuntersuchung bestätigte diese Feststellung, zeigte aber, daß in sozusagen allen Merkmalen Transgressionen vorkommen, daß möglicherweise eine Formenkette Taiosapi-Ofu-Lili vorliegt, und daß Amarassi und Niki sich dieser Kette nicht anschließen, unter sich aber Verwandtschaft aufweisen.

Von Farbe und Bänderschmuck könnte man das Gleiche sagen, jedoch betonten wir schon, daß Farbe und Bänderung schlechte Kriterien sind zur Feststellung des Grades der Verwandtschaft. Denn vergleicht man Amphidromusabbildungen aus der Literatur, so muß man erkennen, daß selbst zweifellos fernstehende Arten in der Ausbildung der Zeichnung sehr ähnlich sind. Auch kehren bei allen Fundplätzen der Timor-amphidromi dieselben Zeichnungselemente wieder und wir konnten uns an dem reichen Material begründete Vorstellungen machen über die Art der Vererbung des Bänderschmuckes. Es mögen relativ wenige Faktoren sein, die ihn bedingrn. Das ganze Zeichnungsbild dürfte bestimmt werden durch die Anlagen für Band 1, 2 und 3 und durch die Anlage der Art des Wachsens und des Auflörens der Bänder und durch einen Faktor, der die Quantität des Pigmentes regelt. Mit anderen Worten: die Art der Bänderung ist genotypisch festgelegt, der Grad der Ausbildung hängt ab von der Zufuhr von Pigment.

Das wichtigste Ergebnis der anatomischen Untersuchung ist die Feststellung, daß die Schnecken eines jeden Fundplatzes einen Penis von besonderer Form haben. Trotzdem allein das Experiment den endgültigen Ausschlag geben kann, darf wohl mit Recht geschlossen werden, was uns vorliegt, sind differente Arten. Daß die große Ofuschnecke und die Niki- und kleine Ofuschnecke zwei verschiedenen Arten angehören, ging schon daraus hervor, daß in dem großen Schneckenmaterial von Ofu keine einzige erwachsene Schale gefunden wurde, die als Bastard zwischen Groß- und Klein-Ofu hätte aufgefaßt werden können. Weiter unterschied sich dann Ofu von allen anderen Formen außer im Penis in der Form des Flagellums. Charakteristisch ist auch die Zahnform, die in ähnlicher Ausbildung nur in Amarassi wiederkehrt. An einen Zusammenhang beider ist aber nicht zu denken, denn Penis und Flagellum sind von Ofu sehr verschieden. Amarassi (= *Amphi-*

*dromus contrarius*) ist wieder eine gute Art, wobei die *Amphidromus suspectus* der Literatur, die in Amarassi relativ häufig ist, mit der Bänderung 0 2 3 und der lila Lippe selbstverständlich nichts weiter ist als eine Bändervarietät von *contrarius*, denn Penis, Flagellum, Zahnzahl und Form beider sind gleich (vergl. Tier 37 = *suspectus*, Nr. 38 = *contrarius* der Tabellen). Lili ist ebenso bestimmt eine besondere Art. Einzig für den Fundplatz Niki bestehen noch einige Zweifel. Haben wir hier eine oder zwei Formen? Der Penis von Nr. 39 (*Amphidromus laevis*?) hat gewisse Ähnlichkeit mit dem Nikipenis. Auch die Flagellumverhältnisse stehen sich nicht fern. Die Zahnzahl und -form zwar ist verschieden, doch ließe sich denken, daß zwischen beiden Formen noch keine absolute physiologische Barriere besteht und eine Bastardierung möglich ist. Wir erwähnten, daß Schalen vorliegen, die als Bastardschalen gedeutet werden können (vergl. auch die Angaben über die Radula von Tier Nr. 44, S. 50 u. 54).

Für Taiosapi fehlt leider anatomisches Material. Die Schnecken von Bele (vergl. S. 6) im Zwischengebiet von Taiosapi und Ofu, lassen vermuten, daß auch hier noch Bastardierung möglich ist.

Trotzdem nun mindestens vier differente Arten vorliegen, könnten sie dennoch eine genetische Formenkette bilden. Die Tabelle 5 jedoch,

Tabelle 5. Zusammenstellung der Mittelwerte von Kiefer, Zahnzahl und Flagellum.

	Ofu	Lili	Amarassi	Niki Nr. 39	Niki
Leistenzahl der Kiefer . . . .	14,2	17,0	21,0	14,0	19,8
Länge der Kiefer . . . .	54,3	41,4	52,3	50,0	40,1
Breite der Kiefer . . . . .	11,2	7,7	11,4	11,0	8,68
Zahnzahl der Mittellinie . . . .	140	128	130	133	116
Zahnzahl der Querlinie . . . .	89	80	83	85	66
Divergenzwinkel der Querreihen	100°	98°	110°	110°	108°
Flagellum bis vas deferens . .	7,6	4,1	5	13	7,3
Flagellumende vom vas deferens	3,7	1,6	1,5	2	1,5
Verhältnis von Flagellum zu Flagellumspitze . . . . .	2,5	2,6	3,3	6,5	4,9

die die Mittelwerte von Kiefer, Zahnzahl und Flagellum zusammen enthält, zeigt, daß der Gedanke fallen zu lassen ist. Läge eine genetische Kette vor, so dürften wir erwarten, daß die Reihenfolge in der Abänderung der verschiedenen Merkmale mehr oder minder gleichsinnig verlaufen



würde, was nicht der Fall ist. Der Form der Mittelzähne nach geschlossen, bestände die folgende Reihe:

Ofu — Amarassi — Nr. 39 — Niki — Lili.

Nach der Länge des Flagellums hieße sie:

Nr. 39 — Ofu — Niki — Amarassi — Lili.

Die Schalen würden solchen Reihen sich nicht einfügen lassen. Andererseits würde eine Formenkette von Schalen, die aus den verschiedenen Fundplätzen leicht konstruiert werden könnte, keine Parallele haben in den übrigen Merkmalen.

Untersuchen wir noch ob Isolation bei der Herausbildung dieser verschiedenen Arten eine Rolle gespielt haben könnte. Da müssen wir wieder in erster Linie darauf hinweisen, daß Ofu zwei Formen hat, die unter sich am weitesten auseinanderstehen von allen beschriebenen Schnecken dieser Arbeit. Ferner müssen wir betonen, daß die Fundplätze Niki, Ofu, Bele, Taiosapi heute nicht isoliert sind durch trennende Hindernisse, und trotzdem sie näher beieinanderliegen als die westlichen Fundplätze, 3—4 verschiedene Arten aufweisen. Nach der heutigen Bodengestaltung geschlossen, kann hier Isolation keine artbildende Rolle gespielt haben. — Um nicht konstruktiv vorzugehen und den Boden der Tatsachen nicht zu verlassen, wollen wir deshalb diese Überlegungen aufgeben. — Erwähnt sei nur noch, daß einzig der Fundplatz Tjamplong gut isoliert ist durch Flüsse und weite Savannen, deren hohes Gras die Eingeborenen in der Trockenzeit anzünden.

Zum Schlusse der Arbeit möchte ich es nicht unterlassen, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Geheimrat Hertwig tiefgefühlten Dank zu sagen für das zoologische Rüstzeug, das ich in seinem Institut mir aneignen durfte und für Rat und Hilfe bei der Arbeit. Herrn Prof. Goldschmidt danke ich für das rege Interesse, das er der Arbeit entgegenbrachte. Prof. Wanner, Bonn, dem Leiter der Expedition, schulde ich besonderen Dank für alle Unterstützung während der Forschungsreise und für die geologischen Angaben dieser Arbeit. Einen treuen Gehilfen auf der Reise hatte ich in Präparator Rockinger. — Fertiggestellt wurde die Arbeit in der Schweiz während meiner Internierung. Dort wurde mir reiche Unterstützung durch Zusendung von Literatur durch Herrn Prof. Hescheler, Zürich, und Privatdozent Dr. R. Menzel, Basel, wofür ich herzlichen Dank sage. — Meinem Freunde Dr. Seiler, Berlin, verdanke ich außer den Zeichnungen noch das Wiedererlangen der Arbeitslust nach drückender Gefangenschaft.

## Literaturverzeichnis.

- Bollinger, G., Landmollusken von Celebes. *Revue suisse de Zoologie*, Vol. 26, Nr. 9, 1918.
- Fulton, H. A., A list of the species of *Amphidromus*. *Annals and Mag. of Nat. History* (6) XVII, 1896.
- Gulick Rev. John T., Racial and Habitudinal Carnegie Institut Washington 1905.
- Kleiner, Elisabeth, Untersuchungen vom Genitalapparat von *Helix nem.* und hort. Dissertation 1912.
- Kobelt, W., Beobachtungen über die Kiefern einiger Tachea-Arten. *Nachrichtbl. d. D. Malak. G.*, I, 1869.
- Jacobi, Anatomische Untersuchungen an malaischen Landschnecken. *Archiv für Naturgeschichte*, Bd. 1, 1895.
- Küster, Dr. H. C., fortgesetzt von Pfeiffer, Dr. L., Die Gattung *Bulimus* usw. in Band *Conchylien*, 1855.
- Lang, Arnold, *Helix hort. Müller* und *Helix nem. L.* Festschrift für Haeckel 1904.
- Über die Bastarde von *Helix hort. Müller* und *Helix nem. L.* Jena 1908.
- Fortgesetzte Vererbungsstudien. *Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbungsl.*, Bd. V, 1911.
- Vererbungswissenschaftliche Miszellen. *Ibid.* Bd. VIII, 1912.
- Mousson, A., Land- und Süßwassermollusken von Java. Zürich 1849.
- Pilsbry, Henry A. Sc. D., *Manual of Conchyology* II. series vol. XII und XIII. Philadelphia 1899.
- Plate, L. H., Variabilität und Artbildung bei den Cerion-Landschnecken der Bahama-Inseln. *Archiv für Rassen- und Gesellschaftsbiol.*, Bd. IV, 1907.
- Referat über die Arbeit von Gulick. *Ibid.* S. 264, Bd. III, 1906.
- Roßmüllers Iconographie der europäischen Land- und Süßwasser-Mollusken, fortgesetzt von Kobelt, Dr. W. Hesse, P., 1907—08.
- Sarasin, Dr. Paul und Dr. Fritz, Die Land-Mollusken von Celebes. Bd. II, Wiesbaden 1899.
- Semper, Dr. C., Reisen im Archipel der Philippinen. II. Teil, III. Bd., 1870.
- Wiegmann, F., Beiträge zur Anatomie der Landschnecken des Indischen Archipels in Weber, Dr. Max, *Niederländisch Ost-Indien*, III. Bd., 1894.
- Landmollusken in Kükenthal, Dr. Willy. *Zoologische Forschungsreise in den Molukken und Borneo*, II. Bd., 1898, *Abhandl. d. Senckenberg Nat. Ges.*
- Wanner, J., Geologie von West-Timor. *Geolog. Rundschau* Bd. IV, Heft 2, 1913.

## Anhang.

## Tabelle der Schalenmaße.

1. T = Taiosapi. 2. O = Ofu, große Form. 3. Tj = Tjamplong, O L = Oisau-Lili, L = Lili. 4. A = Baung Amarassi. 5. N = Niki, Of = Ofu, kleine Form.

Nr. und Fundplatz	Schalenhöhe H	Schalendicke D	Absolute Schalengröße H + D	Mündungshöhe MH	Mündungsbreite MB	Mündungs-Index $\frac{MH}{MB}$	Abstand der Endpunkte der Lippe	Zahl der Windungen
T 1	42,6	16,5	59,1	22	15	1,46	15,4	6 $\frac{1}{4}$
" 2	43	17	60	22	16	1,37	15,9	6 $\frac{1}{4}$
" 3	43	17,5	60,5	23,7	16,4	1,45	16,4	6 $\frac{1}{4}$
" 4	43	17,5	60,5	21,5	15	1,43	15	—
" 5	40	17	57	21	14	1,50	13	6
" 6	41,7	16	57,7	22	15,5	1,41	15,5	6 $\frac{1}{4}$
" 7	39,2	17	56,2	20,5	14	1,46	15	6 $\frac{1}{4}$
" 8	36,8	15	51,8	19	13	1,46	13	6
" 9	38	16	54	20,9	14	1,49	14	6
" 10	41	16	57	21,5	13,4	1,60	14,5	6
" 11	46	17	63	24	15,4	1,55	15,4	6 $\frac{1}{4}$
" 12	39,8	15,5	55,3	21	14,5	1,44	14,5	6 $\frac{1}{4}$
" 13	42,4	17	59,4	22	14,6	1,50	14,8	6 $\frac{3}{4}$
" 14	34,9	15	49,9	18	12,8	1,40	12,8	6 $\frac{1}{4}$
" 15	40,3	17,3	57,6	23	15,6	1,47	16	6 $\frac{1}{4}$
" 16	38,4	16	54,4	21,4	13,9	1,54	14	5 $\frac{3}{4}$
" 17	40,2	16,4	56,6	22	14,5	1,51	14,5	6 $\frac{1}{4}$
" 18	40,9	15,9	56,8	22	14	1,57	14	6 $\frac{1}{2}$
" 19	40,9	17,3	58,2	23	15,5	1,48	16	—
" 20	42,5	17,6	60,1	24	15,5	1,54	15,6	6 $\frac{1}{4}$
" 21	40,6	17	57,6	22,4	14,5	1,54	16	6 $\frac{1}{4}$
" 22	43	16,8	59,8	21,4	14,8	1,44	14,8	6 $\frac{1}{2}$
" 23	40,9	16,4	57,3	21,8	13,5	1,61	15	6
" 24	41	16,8	57,8	21	15	1,40	15,4	6 $\frac{1}{4}$
" 25	41	17,3	58,3	21,8	15	1,45	15,2	6 $\frac{1}{4}$
" 26	39	16	55	22	15	1,46	15	—
" 27	43,3	16,5	59,8	21,9	14,6	1,50	14,6	6 $\frac{1}{2}$
" 28	37,3	15	52,3	19,9	12,5	1,59	14	6
" 29	39	16	55	21	13,5	1,55	14,5	6
" 30	39,8	15,5	55,3	20,5	13,7	1,49	14,9	6 $\frac{1}{4}$
" 31	42,3	16,9	59,2	22	13	1,69	16	6 $\frac{1}{4}$
" 32	38,6	16,4	55	22	15	1,47	15	5 $\frac{3}{4}$
" 33	41,9	18	59,9	22	15	1,47	16	6
" 34	43	17	60	21	15	1,40	16	6 $\frac{1}{2}$
" 35	35	16,3	51,3	19,8	14	1,41	13,9	—



Nr. und Fund- platz	Schalen- höhe H	Schalen- dicke D	Absolute Schalen- größe H + D	Mün- dungs- höhe MH	Mün- dungs- breite MB	Mün- dungs- Index MH MB	Abstand der End- punkte der Lippe	Zahl der Win- dun- gen
T 36	38,7	16	54,7	20	14,6	1,37	14,6	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
" 37	37,9	15,8	53,7	20,6	13	1,58	14	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
" 38	42,6	17,4	60	24	16,4	1,46	15	—
" 39	33,8	16	49,8	18,9	12,3	1,53	14	5 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
" 40	43	17	60	23	15,9	1,44	16	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
" 41	43	18,3	61,3	22,5	15	1,50	15,6	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
" 42	41,6	16	57,6	22,5	13,7	1,64	15	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
" 43	41	15,9	56,9	21,4	13,5	1,58	14	6
" 44	39,6	16,6	56,2	21	14,9	1,41	14,8	6
" 45	37	15,5	52,5	20,6	14,4	1,43	14,4	6
" 46	36,5	15	51,5	19	12,8	1,48	13,8	—
" 47	34,9	14,7	49,6	18,4	12,7	1,45	12,7	6
" 48	45,2	17,8	63	24,3	16,9	1,43	17	6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
" 49	43,2	18	61,2	22,8	14,4	1,58	15,5	6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
" 50	44	17,6	61,6	23	14,8	1,55	15	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
" 51	42,9	18,5	61,3	23	15	1,53	16	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
" 52	44,6	18,8	63,4	25	16,5	1,51	16,5	5 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
" 53	45,5	18,5	64	24,7	15,7	1,57	15,9	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
" 54	41	17,3	58,3	22,5	14,5	1,55	14,5	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
" 55	37,3	16	53,3	21	14,9	1,41	14,9	5 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
" 56	37	15,8	52,8	19,6	13,3	1,47	13,7	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
O 1	47,5	15	62,5	21,1	13,5	1,56	14,4	7
" 2	45	16	61	22	14,3	1,54	15,5	6 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
" 3	45,3	14,7	60	22	14	1,57	14,3	6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
" 4	42,5	16	58,5	21,5	13,6	1,58	15,5	6 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
" 5	42,7	16	58,7	21,5	14,8	1,45	15	6 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
" 6	41,8	15	56,8	21,5	14,2	1,52	15	6 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
" 7	40,4	14,6	55	20,3	14,8	1,37	14,9	6 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
" 8	39,9	15	54,9	20,8	13,3	1,56	13,3	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
" 9	40,4	15,5	55,9	19,8	14	1,41	14	6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
" 10	40	15,5	55,5	20,5	13,9	1,47	14,6	6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
" 11	40	14	54	19,9	13	1,53	13,8	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
" 12	39	14,4	53,4	19	12,4	1,57	14	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
" 13	38,7	14,4	53,1	19,8	12	1,65	13	6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
" 14	38,7	14,4	53,1	18,7	12,6	1,48	13	6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
" 15	40	15,2	55,2	20	13	1,54	14,4	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
" 16	37	14,6	51,6	18,9	12	1,57	13,6	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
" 17	35,7	13,7	49,4	18	12,5	1,44	13	6
" 18	36,6	14,3	50,9	18,4	12	1,53	13	6
" 19	33,6	12,7	46,3	16,8	10,3	1,63	11,8	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>

Nr. und Fund- platz	Schalen- höhe	Schalen- dicke	Absolute Schalen- größe	Mün- dungs- höhe	Mün- dungs- breite	Mün- dungs- Index	Abstand der End- punkte der Lippe	Zahl der Win- dun- gen
	H	D	H + D	MH	MB	MH MB		
O 20	34,6	14,5	49,1	18	11	1,63	13,7	5 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
" 21	32,8	14	46,8	17,7	10,5	1,68	12	5 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
" 22	32	13,4	45,4	16,7	11	1,51	12	5 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
" 23	28,7	12	40,7	15,7	10,4	1,50	11,4	5 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
" 24	42	16	58	21,8	15	1,45	15,5	6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
" 25	40,6	14	54,6	20	13,5	1,48	14	6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
" 26	41	14,6	55,6	21,3	14,6	1,46	14,6	6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
" 27	39,6	15,9	55,5	20,5	13	1,57	14	6
" 28	40,9	14,5	55,4	20	12	1,66	13,8	6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
" 29	38,4	14,5	52,9	18,8	12	1,56	14	6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
" 30	40	14	54	19,2	13,4	1,43	14	6
" 31	39,6	14,8	53,4	18,7	12,8	0,46	13,7	6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
" 32	41	15	56	19,4	12,5	1,55	14	6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
" 33	39,9	14	53,9	19,6	13	1,50	13,8	6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
" 34	39,8	15,5	55,3	20,5	14,2	1,44	14	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
" 35	38,3	14,6	52,9	19,8	13,7	1,44	13,7	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
" 36	38	14,8	52,8	20,5	12,8	1,60	14,5	6
" 37	36	14,1	50,1	18	12	1,50	13	6
" 38	37,3	15,8	53,1	18,5	13,4	1,38	15,6	6
" 39	38	14,8	52,8	19,4	12,9	1,50	14	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
" 40	38	14,6	52,6	18	12	1,50	13	6
" 41	39	14	52	19	13	1,46	13,6	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
" 42	38,7	15,3	54	19	11,7	1,62	13,9	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
" 43	37	13,5	50,5	19,5	12,3	1,58	13	6
" 44	36	13,8	49,8	18,4	11,4	1,61	12,6	6
" 45	37,8	14,8	52,6	19,3	12,4	1,55	14	6
" 46	36	14	50	18,4	11,5	1,60	13	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
" 47	35	13,4	48,4	18	12,4	1,45	13,5	6
" 48	34,5	13,7	48,2	19	13	1,46	13	5 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
" 49	36	14	50	18,7	11,8	1,58	13	6
" 50	35,5	14	49,5	19	12	1,58	13,9	5 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
" 51	33,5	13,3	46,8	17	11,8	1,44	12,7	5 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
" 52	34,3	14,2	48,5	18,5	11	1,68	13	5 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
" 53	35	13,4	48,4	17,7	11,9	1,48	12,9	6
" 54	34	14	48	18,8	12	1,56	13,5	5 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
" 55	34	14	48	18,4	11,4	1,61	13,5	
" 56	31,8	13	44,8	17,2	11,4	1,51	12,4	5 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
" 57	40	15	55	21,2	14,6	1,45	15	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
" 58	45,5	16	61,5	23	15,8	1,45	16,5	6 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
" 59	45,1	16,9	62	22,8	15,2	1,50	16,6	6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
" 60	39,9	14	53,9	20,9	13,6	1,53	15,5	6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>

Nr. und Fund- platz	Schalen- höhe	Schalen- dicke	Absolute Schalen- größe	Mün- dungs- höhe	Mün- dungs- breite	Mün- dungs- Index- MH	Abstand der End- punkte der Lippe	Zahl der Win- dun- gen
	H	D	H + D	MH	Mb	MB		
O 61	39	13,9	52,9	19,8	13,4	1,48	14	6 $\frac{1}{4}$
" 62	40,9	16,3	57,2	21,8	15,3	1,42	15,4	6 $\frac{1}{4}$
" 63	38,8	14,4	53,2	18,4	12,2	1,51	12,8	—
" 64	47,9	18,2	66,1	22,6	15,5	1,39	16,5	—
" 65	35,8	13,3	49,1	19	12,6	1,51	12,5	6
" 66	45,4	15,6	61	21	14,4	1,46	14,6	6 $\frac{3}{4}$
" 67	42,9	15,4	58,3	21,9	14,5	1,51	14,8	6 $\frac{3}{4}$
" 68	37,9	15	52,9	18,8	11,4	1,65	13	6
" 69	42,6	15,9	58,5	22	15	1,47	14,9	6 $\frac{1}{4}$
" 70	37,8	14,9	52,7	20	14	1,43	13,9	6 $\frac{1}{4}$
" 71	35,4	15,2	50,6	19,3	12,3	1,57	13,6	5 $\frac{3}{4}$
" 72	36	13,6	49,6	19,2	12	1,60	13	5 $\frac{3}{4}$
" 73	33,4	14	47,4	18,4	12	1,53	13	5 $\frac{3}{4}$
" 74	30,9	13,5	44,4	16,7	10,5	1,59	12	5 $\frac{3}{4}$
" 75	39,5	14	53,5	20	11,8	1,69	14,5	6 $\frac{1}{4}$
" 76	39,1	15,4	54,5	19,7	12,3	1,60	14	6 $\frac{1}{4}$
" 77	39,6	14,4	54	20,3	12,7	1,59	14	6 $\frac{1}{4}$
" 78	36,2	13,6	49,8	18,4	11,6	1,59	13	6
" 79	32,2	12,8	45	17,6	10,7	1,64	12,3	5 $\frac{3}{4}$
" 80	32,2	12,9	45,1	17,6	10,3	1,71	13	5 $\frac{3}{4}$
" 81	35,6	13	48,6	15,7	10,3	1,50	11	6 $\frac{1}{4}$
" 82	37,6	14,3	51,9	19,5	12,7	1,53	13,9	6 $\frac{1}{4}$
" 83	35,5	13	48,5	17,4	10,9	1,59	12,9	6 $\frac{1}{4}$
" 84	38,5	14,2	52,7	20	12,9	1,55	14	6 $\frac{1}{4}$
" 85	33,4	12,6	46	17,2	10	1,72	11,8	6
" 86	36,4	14	50,4	17,6	10,9	1,61	12,8	6 $\frac{1}{2}$
" 87	36	14,3	50,3	17,6	12	1,47	13,4	6 $\frac{1}{4}$
" 88	31,7	12,2	43,9	16,4	9,9	1,66	11	5 $\frac{3}{4}$
" 89	39,6	14,2	53,8	18,7	12,8	1,46	13,5	6 $\frac{1}{2}$
" 90	36,4	13,8	50,2	19,6	13,3	1,47	14	5 $\frac{3}{4}$
" 91	35,1	13,2	48,3	18,3	11	1,66	13	6
" 92	38,7	15,2	53,9	20,1	12,9	1,56	14,2	6 $\frac{1}{4}$
" 93	40,3	13,7	54	18,9	11	1,71	13	6 $\frac{1}{2}$
" 94	32	12,8	44,8	16	9,9	1,62	12	5 $\frac{3}{4}$
" 95	35,6	15	50,6	18,7	11,5	1,63	13,5	6
" 96	40,6	16,4	57	21,6	14,6	1,48	14	6
" 97	30,3	13	43,3	16,1	10,7	1,50	11	5 $\frac{1}{4}$
" 98	34,8	13,5	48,3	18,4	11,4	1,61	12,8	5 $\frac{3}{4}$
" 99	32,4	12,3	44,7	17,2	11	1,56	11,9	5 $\frac{3}{4}$
" 100	35	14,2	49,2	19	12,5	1,52	13,4	5 $\frac{3}{4}$
" 101	34	13	47	17,2	10,9	1,58	12	6



Nr. und Fund- platz	Schalen- höhe H	Schalen- dicke D	Absolute Schalen- größe H + D	Mün- dungs- höhe MH	Mün- dungs- breite MB	Mün- dungs- Index $\frac{MH}{MB}$	Abstand der End- punkte der Lippe	Zahl der Win- dun- gen
O 102	33	12,7	45,7	17,6	11,6	1,52	13,4	6
" 103	30	12,1	42,1	16	9,9	1,62	11,4	5 $\frac{1}{2}$
" 104	31,9	13,7	45,6	17,4	10,7	1,59	12,4	5 $\frac{3}{4}$
" 105	34,6	12,8	47,4	17,5	11	1,59	12,8	6 $\frac{1}{4}$
" 106	32,6	12,7	45,3	16,3	11,7	1,39	11,5	6
" 107	30,9	12,7	43,6	15,6	9,3	1,68	11,5	6
" 108	32	12,3	44,3	17,3	11,6	1,49	12	5 $\frac{3}{4}$
" 109	31,9	13,8	45,7	17,4	10,5	1,66	12	5 $\frac{3}{4}$
" 110	30,8	12,7	43,5	16,5	10,5	1,57	12	5 $\frac{3}{4}$
" 111	30,6	13	43,6	16,8	10,5	1,60	12	5 $\frac{3}{4}$
" 112	44,5	15	59,5	21	14	1,50	13,5	6 $\frac{3}{4}$
" 113	45,6	16	61,6	22,2	15,5	1,43	15	6 $\frac{3}{4}$
" 114	45,8	15,6	61,4	22,3	14,8	1,51	14,8	6 $\frac{3}{4}$
" 115	44,8	16	60,8	22,1	14,8	1,49	15,6	6 $\frac{1}{4}$
" 116	45,8	15	60,8	22	15,2	1,44	15,2	7
" 117	43,6	15,2	58,8	21,8	14	1,56	14	6 $\frac{1}{4}$
" 118	43,6	15,5	59,1	20,8	13,7	1,51	15	6 $\frac{3}{4}$
" 119	46	14,5	60,5	19	12,5	1,52	12,5	7
" 120	43,2	14	57,2	20,9	13	1,60	13,2	6 $\frac{3}{4}$
" 121	43,5	15	58,5	20,9	14	1,49	14	6 $\frac{3}{4}$
" 122	42	15,3	57,3	19	13	1,46	12	6 $\frac{1}{4}$
" 123	40,5	14	54,5	18,3	12,3	1,49	12,4	7
" 124	44,5	17	61,5	21,7	15,7	1,38	15,5	6 $\frac{1}{2}$
" 125	39,7	15,8	55,5	22,3	15,3	1,45	16,7	6
" 126	41,2	16,2	57,4	21,5	15	1,43	15,1	6 $\frac{1}{4}$
" 127	41,6	16,4	58	23,2	17	1,37	17	6 $\frac{1}{4}$
" 128	43	15,9	58,9	22	15	1,46	16	6 $\frac{1}{2}$
" 129	44,4	16	60,4	23,2	15,9	1,46	16,3	6 $\frac{1}{4}$
" 130	43	15,5	58,5	21,2	15,4	1,37	14,5	6 $\frac{3}{4}$
" 131	42	15,4	57,4	20	14	1,43	14	6 $\frac{1}{2}$
" 132	42	15,3	57,3	21	14,5	1,44	14,5	6 $\frac{1}{4}$
" 133	44,6	15,5	60,1	21	14,5	1,44	14,5	6 $\frac{1}{2}$
" 134	38,5	14	52,5	18,4	13,2	1,39	13,7	6 $\frac{1}{4}$
" 135	40,3	14,6	54,9	21,1	14,7	1,43	14,4	6
" 136	39,6	14,5	54,1	20	13,2	1,51	14,9	6 $\frac{1}{4}$
" 137	42,3	15	57,3	21	13,5	1,55	14	6
" 138	37	14	51	19,4	13,7	1,42	15	6 $\frac{1}{4}$
" 139	39,8	15	54,8	20	14	1,43	15	6 $\frac{1}{4}$
" 140	40	15,2	55,2	20,3	14	1,45	14	6 $\frac{1}{2}$
" 141	39,8	15,5	55,3	21,1	14,5	1,45	15,5	6 $\frac{1}{2}$
" 142	39,8	15,3	55,1	20,5	13,5	1,52	15	6 $\frac{1}{4}$

Nr. und Fund- platz	Schalen- höhe	Schalen- dicke	Absolute Schalen- größe	Mün- dungs- höhe	Mün- dungs- breite	Mün- dungs- Index	Abstand der End- punkte der Lippe	Zahl der Win- dun- gen
	H	D	H + D	MH	MB	MH MB		
O 143	37	14	51	19,4	12,6	1,54	14	6 $\frac{1}{4}$
.. 144	40,5	14	54,5	20,3	13,5	1,50	14	6 $\frac{1}{2}$
.. 145	39	15	54	20	14	1,43	15	6 $\frac{1}{4}$
.. 146	42	15	57	21,8	14	1,55	15	6 $\frac{1}{2}$
.. 147	39,3	14,2	53,5	20	13,3	1,50	14,3	6 $\frac{1}{4}$
.. 148	38	15,3	53,3	19	13	1,46	13,9	6 $\frac{1}{4}$
.. 149	45,7	15,2	60,9	22,6	14,3	1,58	15,5	6 $\frac{3}{4}$
.. 150	39,3	15,2	54,5	20,5	14,2	1,44	14,2	—
.. 151	39,3	15	54,3	19,3	13,5	1,43	13,5	6 $\frac{1}{4}$
.. 152	44,8	14,9	59,7	21,5	15,3	1,40	15,3	6 $\frac{3}{4}$
.. 153	41	15,5	56,5	20,5	15,6	1,31	15,5	6 $\frac{1}{4}$
.. 154	44,4	15,3	59,7	22	14	1,57	16	6 $\frac{1}{4}$
.. 155	44,6	14,6	59,2	20,5	13,9	1,47	14	6 $\frac{1}{2}$
.. 156	39,7	15,8	55,5	20,7	14,2	1,45	14,2	6
.. 157	40,5	15,2	55,7	20,9	14	1,49	14,8	6 $\frac{1}{4}$
.. 158	38	14,6	52,6	18,6	12,8	1,45	13,7	6 $\frac{1}{4}$
.. 159	39,6	14,3	53,9	19	13	1,46	13,8	6 $\frac{1}{2}$
.. 160	36,4	14,2	50,6	19	13,1	1,45	13,1	6
.. 161	38,5	14,7	53,2	20	13,3	1,50	14	6
.. 162	40,7	14,6	55,3	20,3	14,8	1,37	13,5	6 $\frac{3}{4}$
.. 163	37,5	14	51,5	19,4	12,7	1,52	13,9	6 $\frac{1}{4}$
.. 164	39,2	15	54,2	19,5	13,4	1,45	14	6 $\frac{1}{4}$
.. 165	39,2	15	54,2	20,3	13,3	1,53	14,7	6 $\frac{1}{2}$
.. 166	40	15,4	55,4	20,8	—	1,42	14,6	6 $\frac{1}{4}$
.. 167	39,6	15	54,6	20,5	13,2	1,55	14	6 $\frac{1}{4}$
.. 168	39,5	13,5	53	18,5	12,2	1,51	13	6 $\frac{1}{2}$
.. 169	36,5	14,3	50,8	20	13	1,54	13	5 $\frac{3}{4}$
.. 170	37	15,5	52,5	20	14	1,43	14	6
.. 171	41	14,7	55,7	19,5	13,2	1,48	14	6 $\frac{1}{2}$
.. 172	40,3	13,9	54,2	20,4	13,2	1,54	14,2	6 $\frac{1}{4}$
.. 173	38	15	53	19,6	13,5	1,45	14,2	6 $\frac{1}{4}$
.. 174	42	15	57	21	14,9	1,41	14,9	6 $\frac{1}{2}$
.. 175	38	14,5	52,5	20,3	14	1,45	14,6	6
.. 176	41,9	15	56,9	20,5	14	1,46	14,7	6 $\frac{1}{2}$
.. 177	38	14,3	52,3	20,4	13,5	1,51	14,8	6 $\frac{1}{4}$
.. 178	38,7	14,5	53,2	19	13	1,46	13,7	6 $\frac{1}{2}$
.. 179	39,3	14,4	53,7	20	13	1,54	14,4	6 $\frac{1}{2}$
.. 180	37	14,8	51,8	19	13,9	1,36	13,9	6
.. 181	43	15,4	58,4	19,9	13,7	1,45	14,7	6 $\frac{3}{4}$
.. 182	41,5	15	56,5	20,3	13,7	1,48	13,7	6 $\frac{1}{2}$
.. 183	41,5	15	56,5	20	14	1,43	14	6 $\frac{3}{4}$

Nr. und Fund- platz	Schalen- höhe	Schalen- dicke	Absolute Schalen- größe	Mün- dungs- höhe	Mün- dungs- breite	Mün- dungs- Index MH	Abstand der End- punkte der Lippe	Zahl der Win- dun- gen
	H	D	H + D	MH	MB	MB		
O 184	43	15,4	58,4	21,3	15,4	1,38	15	6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
„ 185	38,8	15	53,8	20,4	14	1,46	14,5	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
„ 186	40,3	13,6	53,9	20,4	14	1,46	14,4	6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
„ 187	40,2	15,5	55,7	19,3	13,3	1,45	14,5	6 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
„ 188	37,7	15	52,7	19,3	13,2	1,46	14,8	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
„ 189	42,6	14,9	57,5	21,4	13,9	1,54	15,4	6 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
„ 190	41,7	15,2	56,9	20,9	14,8	1,41	15,7	6 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
„ 191	39,5	14,6	54,1	20,6	15,3	1,35	15,5	6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
„ 192	40,5	15,3	55,8	20,5	13,5	1,52	15	—
„ 193	35,6	14,9	50,5	18,7	13	1,44	13,7	6
„ 194	39	14,9	53,9	19	12,5	1,52	14,3	6 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
„ 195	36	14,3	50,3	19,6	14	1,40	14	6
„ 196	34,6	13,5	48,1	18,5	12,3	1,50	12,8	6
„ 197	34	14	48	18,5	12	1,54	13,7	6
„ 198	34	12,3	46,3	17,5	11,9	1,47	11,9	—
„ 199	36,8	14	50,8	18,9	12,7	1,49	13	6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
„ 200	35	14,3	49,3	18	12,7	1,41	13	5 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
„ 201	35	13	48	18,9	12,7	1,49	13,3	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
„ 202	36,5	13,9	50,4	18,6	13	1,43	13,5	6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
„ 203	35	14,2	49,2	17,7	12	1,47	13	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
„ 204	37,8	14,2	52	18,8	12,4	1,51	13	6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
„ 205	36	14,6	50,6	19	12,4	1,53	14	6
„ 206	39	13,3	52,3	18	12,4	1,45	13,5	6 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
„ 207	44,8	15,9	60,7	21,9	14,5	1,51	15	6 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
„ 208	44	16	60	23,4	15,9	1,57	16,5	6 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
„ 209	43,5	15,5	59	21,2	15,3	1,38	14,4	6 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
„ 210	46,5	15,5	62	22,3	14	1,59	13,4	6 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
„ 211	41,7	15,7	57,4	21	13,9	1,51	14,8	6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
„ 212	42,5	16,4	58,9	21,9	14,9	1,47	15,5	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
„ 213	42,7	15	57,7	20,5	14,4	1,49	14,4	6 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
„ 214	42	15,7	57,7	21	13,8	1,52	14,9	6 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
„ 215	42	15,4	57,4	21	14,3	1,46	15,3	6 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
„ 216	41,5	15	56,5	19,7	13,9	1,41	14,2	6 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
„ 217	42,3	15,2	57,5	20,2	13,7	1,47	14	7
„ 218	41,3	15,5	56,8	21,5	14,3	1,50	15,2	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
„ 219	40	14,5	54,5	19,5	12,1	1,61	14,2	6 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
„ 220	40	14,6	54,6	19,8	13,4	1,47	14	6 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
„ 221	40	15	55	19	12,8	1,48	14,3	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
„ 222	39,6	15	54,6	21	13,3	1,58	14,3	6
„ 223	38,8	13,6	52,4	18,5	11,7	1,58	13,5	6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
„ 224	39,6	14	53,6	20,5	13,6	1,51	14,4	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>



Nr. und Fund- platz	Schalen- höhe H	Schalen- dicke D	Absolute Schalen- größe H + D	Mün- dungs- höhe MH	Mün- dungs- breite MB	Mün- dungs- Index MH MB	Abstand der End- punkte der Lippe	Zahl der Win- dun- gen
0 225	40,3	15,4	55,7	21	13,7	1,53	15	6 $\frac{1}{4}$
„ 226	41	13	54	20	13,9	1,44	12,3	6 $\frac{1}{2}$
„ 227	40,3	14,8	55,1	19,5	14	1,39	14,4	6 $\frac{1}{2}$
„ 228	41,4	14	55,4	19,5	13,7	1,42	14,6	6 $\frac{1}{2}$
„ 229	38,9	14	52,9	19,2	13	1,47	14,2	6 $\frac{1}{2}$
„ 230	39,6	14,3	53,9	18,5	11,4	1,62	14	6 $\frac{3}{4}$
„ 231	36,8	14,8	51,6	19	12,2	1,55	14,4	6 $\frac{3}{4}$
„ 232	37,5	14,1	51,6	19,8	13,5	1,47	13,6	6 $\frac{3}{4}$
„ 233	38,5	15,4	53,9	19,8	13,2	1,50	13,7	6 $\frac{3}{4}$
„ 234	39,8	14,9	54,7	19,5	12,6	1,55	13,9	6 $\frac{3}{4}$
„ 235	34,7	14,3	49	18,6	12,5	1,48	14	6
„ 236	34,7	14,3	49	18,6	12,8	1,45	13,4	5 $\frac{3}{4}$
„ 237	36,9	14,3	51,2	18,6	12,7	1,46	13,1	6 $\frac{3}{4}$
„ 238	39	14,7	52,7	20,9	13,9	1,50	14,9	6 $\frac{3}{4}$
„ 239	37,7	14,2	51,9	19,9	13	1,53	14,9	6 $\frac{3}{4}$
„ 240	36,4	15,5	51,9	19,6	13,1	1,49	15	6 $\frac{3}{4}$
„ 241	38,4	13,4	51,8	18	10,9	1,65	13,2	6 $\frac{3}{4}$
„ 242	39,6	14,2	53,8	19,5	13,2	1,47	12,1	6 $\frac{3}{4}$
„ 243	37,3	13	50,3	19	11,2	1,69	13,8	6
„ 244	37	14,7	51,7	19	13,1	1,45	13,2	6
„ 245	37,4	14	51,4	18,6	13	1,43	13,1	6 $\frac{1}{2}$
„ 246	37,8	14,5	52,3	19	11,4	1,66	14,8	6
„ 247	36,9	14	50,9	18,6	11,7	1,59	14	6 $\frac{1}{4}$
„ 248	36,7	13,9	50,6	18,9	12,6	1,50	13,6	6
„ 249	34,4	14,3	48,7	18,5	12,5	1,48	13,3	6
„ 250	39,2	13,8	53	20	13	1,54	14	6 $\frac{3}{4}$
„ 251	37	14,3	51,3	19,7	13,3	1,48	13,3	6
„ 252	35,3	14,6	49,9	18,9	12,6	1,50	13,7	6
„ 253	37,6	13,6	51,2	19	12,5	1,52	12,6	6 $\frac{1}{2}$
„ 254	38	13,7	51,7	17,7	12,5	1,42	13,8	6 $\frac{1}{2}$
„ 255	35,8	13,9	49,7	19,2	12,1	1,58	13,2	5 $\frac{3}{4}$
„ 256	35,8	14,7	50,5	18,7	11,5	1,63	14,6	6
„ 257	35,4	14	49,4	18	12	1,50	12	5 $\frac{3}{4}$
„ 258	35	14	49	18	12,6	1,43	12,6	6
„ 259	33,2	13,6	46,8	18,6	12,4	1,50	13,2	5 $\frac{1}{2}$
„ 260	33,2	13,5	46,7	17,7	11,6	1,52	12,9	6
„ 261	36,1	14,5	50,6	19,6	12,2	1,60	14,5	6 $\frac{1}{4}$
„ 262	36,1	14,2	50,3	18,7	11,7	1,59	13,2	6
„ 263	34,5	14,4	48,9	18	11,7	1,54	13,2	6 $\frac{1}{4}$
„ 264	36,7	13,4	50,1	18,4	11,8	1,56	13,4	6 $\frac{1}{2}$
„ 265	36,4	13,4	49,8	18,6	11,2	1,66	13,3	6 $\frac{1}{4}$

Nr. und Fund- platz	Schalen- höhe H	Schalen- dicke D	Absolute Schalen- größe H + D	Mün- dungs- höhe MH	Mün- dungs- breite MB	Mün- dungs- Index MH MB	Abstand der End- punkte der Lippe	Zahl der Win- dun- gen
O 266	35	14	49	18	12,1	1,48	12,1	6 $\frac{1}{2}$
" 267	35,3	14,6	49,6	19,6	13,2	1,48	13,5	5 $\frac{3}{4}$
" 268	35,5	13	48,5	18	11,6	1,55	12,8	6 $\frac{1}{2}$
" 269	33,4	13,5	46,9	17,6	11,2	1,57	12,7	6 $\frac{1}{4}$
" 270	32,5	13,2	45,7	17,2	10,8	1,59	12,8	6
" 271	32,7	12,4	45,1	17,7	12,2	1,46	12,6	6
" 272	33,9	13	46,9	17	10	1,70	13	6
" 273	31	12,1	43,1	15,8	9,9	1,59	12	5 $\frac{3}{4}$
Tj 1	42	15,9	57,9	19,7	13	1,51	14,6	6 $\frac{3}{4}$
" 2	36	13,7	49,7	17,7	10,5	1,68	13,4	6 $\frac{1}{4}$
" 3	34,9	14	48,9	17	10,5	1,61	13	6
" 4	37,3	13,5	50,8	17	10,5	1,61	12,5	6 $\frac{1}{4}$
" 5	35,3	13,5	48,8	17	10,5	1,61	12	6
" 6	33,9	13,9	47,8	16,6	10,5	1,58	12,7	6
" 7	33	12	45	15	9,5	1,55	11	6
" 8	37,6	14	51,6	16,5	10,5	1,57	11,8	6 $\frac{3}{4}$
" 9	34,5	12,8	47,3	15,5	9,7	1,59	11,6	6 $\frac{1}{4}$
" 10	35,8	13,7	49,5	17	10,7	1,58	12	6
" 11	33,3	13,4	46,7	16	10,8	1,48	11,7	6
" 12	35,8	12,7	48,5	15,5	9,6	1,61	10,7	6 $\frac{1}{2}$
" 13	36,3	13,4	49,7	17,4	11	1,58	12,3	6 $\frac{1}{4}$
" 14	—	14,6	52	18,6	11,3	1,64	13,4	6 $\frac{1}{4}$
" 15	36	13,4	49,4	17	11	1,54	12	6 $\frac{1}{4}$
" 16	38,7	14	52,7	17,4	11	1,58	12,5	6 $\frac{3}{4}$
" 17	38,5	14	52,5	18,6	11,7	1,59	13	6 $\frac{1}{2}$
" 18	37,6	13,8	51,4	16,2	11,4	1,42	11,2	6 $\frac{1}{2}$
" 19	38,7	14,5	53,2	17,9	11,8	1,51	12,8	6 $\frac{1}{4}$
" 20	35	14	49	18	11,2	1,60	13,4	6
" 21	38,8	14	52,8	16,7	11	1,51	12	6 $\frac{1}{2}$
" 22	32,4	12,9	45,3	15,7	6,6	1,63	12	5 $\frac{3}{4}$
" 23	41	16,4	57,4!	20,7	13,8	1,50	15,2	6 $\frac{1}{4}$
" 24	38,3	14,7	53	18	12	1,50	12,8	6
" 25	36,3	14	50,3	18	10,9	1,65	13	6
" 26	35,5	13,2	48,7	17,5	10,6	1,65	12,9	6
" 27	39,2	15	54,2	18,3	12,3	1,48	13,7	6 $\frac{1}{4}$
" 28	35,5	14,3	49,7	18	11,4	1,57	12,7	6 $\frac{1}{4}$
" 29	36	13,2	49,2	16,3	10	1,63	11,6	6 $\frac{1}{4}$
" 30	32,3	12,8	45,1	16,2	9,7	1,67	11,6	6
" 31	29,7	12,5	42,2	14,5	8,9	1,63	9,6	5 $\frac{3}{4}$
" 32	33	12,9	45,9	16	10	1,60	11,9	6 $\frac{1}{4}$

Nr. und Fund- platz	Schalen- höhe	Schalen- dicke	Absolute Schalen- größe	Mün- dungs- höhe	Mün- dungs- breite	Mün- dungs- Index	Abstand der End- punkte der Lippe	Zahl der Win- dun- gen
	H	D	H + D	MH	MB	MH MB		
Tj 33	30,7	12,3	43	15,6	10	1,56	10,5	5 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
" 34	36,7	13,9	50,6	17,4	11	1,58	12,8	6
" 35	35,2	13,8	49	17	11,5	1,47	13,4	6
" 36	37,7	13,8	51,5	17,7	10	1,77	12	6
" 37	34,5	13,2	47,7	17,3	11	1,57	12,7	6
" 38	32	12,5	44,5	15	9,2	1,63	10,3	6
" 39	31,7	12,3	44	15	10,2	1,47	10,2	6
" 40	35,5	13,8	49,3	16	10,9	1,46	11,5	6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
" 41	34,7	13,2	47,9	15,8	9,4	1,68	11	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
" 42	37,5	13,6	51,1	18,4	11	1,67	12,7	6
" 43	35,4	13,5	48,9	16,5	10,5	1,57	11,9	6
" 44	37,6	14	51,6	17,5	11	1,59	12,8	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
" 45	40,2	13,9	54,1	19,2	11	1,74	14,8	6 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
" 46	34	13	47	16,4	10,9	1,50	12	6
" 47	36,8	13	49,8	17,6	11	1,60	13	6
" 48	39	13,9	52,9	18,5	11	1,68	13	6 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
" 49	39,3	14	52,3	17,5	11,3	1,55	12,5	6 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
" 50	37,6	13,7	51,3	16,8	10,4	1,61	12,8	6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
" 51	34,8	12,5	47,3	15,7	9	1,74	11	6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
" 52	33,8	12,8	46,6	15,2	9,2	1,65	10	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
" 53	35	13,2	48,2	15,8	10,2	1,55	11,2	6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
" 54	37,6	13,7	51,3	17,5	11	1,59	12	6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
" 55	37,7	13,7	51,4	16,7	11	1,51	11,9	6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
" 56	32	13	45	16,5	11,2	1,47	11,9	5 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
" 57	34,1	11,9	46	15,5	9,5	1,63	11	6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
" 58	34,4	13,3	47,7	16,7	11,4	1,46	11,8	6
" 59	31,5	12,6	44,1	15,9	9,2	1,72	11	6
" 60	31,2	12	43,2	15	9,2	1,63	10,3	6
" 61	36,9	13,4	50,3	17,4	10	1,74	12,5	6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
" 62	35,3	13,4	48,7	16,7	10	1,67	12,5	6
" 63	37,5	14	51,5	17,8	10,5	1,69	12,5	6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
" 64	34,6	13,5	48,1	16,4	10,5	1,57	11,3	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
" 65	40,3	15	55,3!	20,2!	13	1,55	13,8	6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
" 66	35,7	13,3	49	16,8	10,4	1,61	11,8	6
" 67	34,9	13,3	48,2	16,4	10	1,64	11,3	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
" 68	33,5	13,5	47	16,8	10	1,68	11,3	6
" 69	32,8	12	44,8	15	8,7	1,72	10	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
" 70	35,4	13	48,4	16,9	9,8	1,72	11,6	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
" 71	36,2	13,9	50,1	16,4	10	1,64	12	6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
" 72	30,4	11,8	42,2	14,7	9,3	1,58	10,3	5 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
" 73	30,3	11,8	42,1	14	8,4	1,66	9,8	6



Nr. und Fund- platz	Schalen- höhe H	Schalen- dicke D	Absolute Schalen- größe H + D	Mün- dungs- höhe MH	Mün- dungs- breite MB	Mün- dungs- Index MH MB	Abstand der End- punkte der Lippe	Zahl der Win- dun- gen
Tj 74	32,9	13,7	46,6	17	11,4	1,49	12,6	6
„ 75	37,6	14,1	51,7	17,7	11,4	1,55	12,8	6 $\frac{1}{4}$
„ 76	35,9	14,3	50,2	17,7	11,4	1,54	13,3	6 $\frac{1}{4}$
„ 77	34,8	14	48,8	17,6	11	1,54	12,7	6
„ 78	30	11,5	41,5	14,9	9	1,65	11,3	5 $\frac{3}{4}$
OL 1	36,5	14,8	51,3	17,6	12	1,46	13,4	6 $\frac{1}{4}$
„ 2	37,9	14,2	52,1	17,6	12	1,46	13,4	6 $\frac{1}{4}$
„ 3	38,2	14,5	52,7	17,7	12	1,47	14	6 $\frac{1}{2}$
„ 4	35,6	13,9	49,5	16,8	11,5	1,46	13	6 $\frac{1}{2}$
„ 5	28,3	12,2	40,5	14,4	9,8	1,47	10,3	5 $\frac{1}{2}$
„ 6	31,5	12,8	44,3	15,9	9,9	1,60	11,8	5 $\frac{3}{4}$
„ 7	30	12,4	42,2	15,1	9,7	1,55	11,7	5 $\frac{3}{4}$
„ 8	28,2	11,2	39,3	14,6	9,7	1,50	10,6	5 $\frac{1}{2}$
„ 9	26,4	10,5	36,9	12,9	9,1	1,41	9,6	5 $\frac{1}{4}$
„ 10	26	10,8	36,8	13	9,0	1,44	9,5	5 $\frac{1}{4}$
„ 11	27,8	11,3	39,1	14,3	9,1	1,57	10,6	5 $\frac{1}{2}$
„ 12	29,7	12,3	42	14,7	9,6	1,53	10,6	5 $\frac{1}{2}$
L 1	37	13,9	50,9	17,3	11,4	1,51	13,7	6 $\frac{1}{2}$
„ 2	32,8	12,9	45,7	16,1	10,3	1,56	11,7	5 $\frac{3}{4}$
„ 3	33,2	13,7	46,9	17	10,8	1,57	13,5	6
„ 4	31,6	13,4	45	16,1	10,8	1,49	12	5 $\frac{3}{4}$
„ 5	30,7	13,5	44,2	15,9	10,7	1,48	12,1	5 $\frac{3}{4}$
„ 6	31,6	13,4	45	15,4	10,4	1,48	12	6
„ 7	33,4	13,6	47	16,2	11	1,47	12,6	5 $\frac{3}{4}$
„ 8	32,8	13	45,8	15,6	9,7	1,60	11,7	6 $\frac{1}{4}$
„ 9	31,7	12,4	44,1	14,8	9,6	1,54	11,4	5 $\frac{3}{4}$
„ 10	32,8	13,2	46	16,9	10,7	1,58	12,7	5 $\frac{3}{4}$
„ 11	35,6	13,3	48,9	16,2	10,7	1,51	12	6
„ 12	33,5	12,8	46,3	15,8	10,7	1,47	12	6
„ 13	34	13	47	15,6	10,6	1,47	12	6 $\frac{1}{4}$
„ 14	30	12,9	42,9	15,2	10	1,52	11,8	5 $\frac{3}{4}$
„ 15	30,8	12	42,8	15,7	10	1,57	11,9	6
A 1	39	16,5	55	17	13,4	1,26	13,4	6 $\frac{1}{4}$
„ 2	35,3	16,5	51,8	17,4	13,9	1,25	14,3	6
„ 3	36,4	15	51,4	16,8	12	1,40	12,3	6
„ 4	40,3	16,6	56,9	18,8	12,8	1,46	14,5	6 $\frac{1}{2}$
„ 5	36,5	15,7	52,2	17,6	12,8	1,37	13,8	6 $\frac{1}{4}$
„ 6	36,9	13,9	50,8	16,1	11,3	1,42	11,9	6 $\frac{1}{4}$

Nr. und Fund- platz	Schalen-		Absolute Schalen- größe	Mün- dungs- höhe	Mün- dungs- breite	Mün- dungs- Index MH MB	Abstand der End- punkte der Lippe	Zahl der Win- dun- gen
	höhe	dicke						
	H	D	H + D	MH	MB			
A 7	36,8	15,2	52	17,3	12,5	1,38	13,3	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
„ 8	36,4	14,9	51,3	17	12,4	1,37	12,3	6
„ 9	38	15	53	17	12	1,41	12,5	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
„ 10	39	16,5	55,5	17,8	12,8	1,39	13,9	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
„ 11	36,8	15,6	52,4	17,8	12,4	1,40	13,5	5 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
„ 12	37,8	15,7	53,5	17,7	13,4	1,32	14	6
„ 13	38	15,8	53,8	17,7	12	1,47	12,5	6
„ 14	38,8	16,5	55,3	18,3	13,4	1,36	14	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
„ 15	32,4	14	46,4	15,6	11,5	1,35	12	5 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
„ 16	34	14	48	16	11,7	1,36	12	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
„ 17	40,2	17,6	57,8	19,9	14,4	1,38	15,3	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
„ 18	41	14,3	55,3	17,5	11,4	1,53	12,9	7
„ 19	34,3	15,3	49,6	16,3	12,4	1,30	13	5 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
„ 20	34,2	15,1	49,3	16,7	12	1,30	13	5 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
„ 21	30	13,6	43,6	14,6	11	1,32	11,3	5 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
„ 22	32,4	13,6	46	15,9	11	1,44	11,9	5 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
„ 23	34,6	14,6	49,2	16,6	11,9	1,39	12,3	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
„ 24	36,2	15	51,2	17,2	12,3	1,39	13	6
„ 25	31,8	13	44,8	15,7	10,4	1,50	11,5	5 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
„ 26	35,5	13,3	48,8	15,8	10,5	1,50	11,6	6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
„ 27	31,4	13,6	45	15,1	10,3	1,46	11,6	5 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
„ 28	33	13,5	46,5	15,9	11,2	1,42	12	6
„ 29	34,6	14,1	48,7	15	10,9	1,37	12	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
„ 30	31,2	14,4	45,6	16,3	12	1,35	12,7	6
„ 31	33,2	14	47,2	14,8	10,5	1,42	11,9	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
„ 32	34,9	14,1	49	15,7	10,9	1,44	11,9	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
„ 33	33	14,1	47,1	15,5	11,3	1,37	11,8	5 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
„ 34	32,9	13,7	46,6	15,5	10	1,55	11,8	6
„ 35	32	13,8	45,8	15	10,9	1,37	11,2	5 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
„ 36	31,8	13,9	45,7	16,1	11,9	1,35	11,4	5 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
„ 37	33,7	13,9	47,6	15,1	10,7	1,41	11,5	6
„ 38	33,3	14,9	48,2	16,3	11,3	1,44	11,5	6
„ 39	36,5	14,8	51,3	16,7	12,3	1,35	12,2	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
„ 40	37	15,3	52,3	16,7	11,9	1,40	12,2	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
„ 41	34,2	14,4	48,6	15,6	11	1,41	12,2	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
„ 42	33	14,2	47,2	16	11	1,45	12,2	6
„ 43	32,9	13,7	46,6	15,3	10,9	1,40	11,7	5 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
„ 44	35	14,9	49,9	16,5	12,3	1,34	11,7	6
„ 45	35	14,4	49,4	15,8	12,3	1,28	11,7	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
„ 46	32	13,7	45,7	15,5	11,1	1,39	11,2	6
„ 47	32,4	14,9	47,3	16,4	12	1,36	12,4	5 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>

Nr. und Fund- platz	Schalen- höhe H	Schalen- dicke D	Absolute Schalen- größe H + D	Mün- dungs- höhe MH	Mün- dungs- breite MB	Mün- dungs- Index MH MB	Abstand der End- punkte der Lippe	Zahl der Win- dun- gen
A 48	32,6	14,6	47,2	15,5	11	1,40	12	6
" 49	36,5	15	51,5	17	12	1,41	13,9	6 $\frac{1}{4}$
" 50	31,3	14,6	45,9	15,3	11,8	1,29	11,5	5 $\frac{3}{4}$
" 51	35,6	14,6	50,2	16,9	11,3	1,49	11,6	6
" 52	32,8	13,6	46,4	15,6	12,3	1,26	12,3	6 $\frac{1}{4}$
" 53	35,5	15,3	50,8	17,2	12,5	1,37	12,3	6 $\frac{1}{4}$
" 54	35	15,2	50,2	17,3	12	1,44	12,8	5 $\frac{3}{4}$
" 55	37,4	15,1	52,5	16,3	12	1,35	12,2	6
" 56	34	14,7	48,7	15,9	11,4	1,39	11,7	6
" 57	38,3	15,9	54,2	17,2	11,5	1,49	13,2	6 $\frac{1}{4}$
" 58	33,7	14,1	47,8	14,8	10,0	1,48	11,4	6 $\frac{1}{4}$
" 59	35,7	15,3	51	16,4	10,5	1,56	12,8	6
" 60	35	15,1	50,1	16,8	10,5	1,60	13	5 $\frac{3}{4}$
" 61	35,5	15	50,5	15,6	12,4	1,25	13	6 $\frac{1}{4}$
" 62	36	15,6	51,6	17,2	12,8	1,34	13,4	6 $\frac{1}{4}$
" 63	33,8	13,9	47,7	16	10,5	1,52	12	6
" 64	35	13,6	48,6	15	10,9	1,37	11,4	0 $\frac{1}{4}$
" 65	36	13,6	49,6	14,4	10	1,44	10	5 $\frac{3}{4}$
" 66	36	13,7	49,7	15,3	10,8	1,41	11,3	5 $\frac{3}{4}$
" 67	35,7	14,6	50,3	16,2	10,1	1,60	12	6 $\frac{1}{4}$
" 68	29,6	13,4	43	13,6	10,1	1,34	10,4	5 $\frac{1}{2}$
" 69	32,5	14,3	46,8	15,5	10,9	1,42	11,8	5 $\frac{3}{4}$
" 70	31,5	13,7	45,2	15,8	10,9	1,44	12,3	5 $\frac{3}{4}$
" 71	32,8	13,7	46,5	14,6	10	1,46	11	6 $\frac{1}{4}$
" 72	33,6	14,6	48,2	16,2	11,8	1,38	11,7	6
" 73	29,5	13,1	42,6	13,9	9,9	1,39	10	5 $\frac{1}{4}$
" 74	32,7	14,4	47,1	16,3	11,0	1,46	11,7	5 $\frac{3}{4}$
" 75	30	13,7	43,7	14,3	10,5	1,36	10,4	5 $\frac{3}{4}$
" 76	28,2	12,7	40,9	14,2	9,8	1,44	10	5 $\frac{1}{2}$
" 77	29,5	13,4	42,9	13,8	11	1,25	9,6	5 $\frac{1}{2}$
" 78	28,4	12,3	40,7	13,7	9,4	1,45	10,2	5 $\frac{3}{4}$
" 79	27,5	12,7	40,2	13,7	9,4	1,45	9,5	5 $\frac{1}{4}$
" 80	27,7	12,6	40,3	13,2	10	1,32	9,5	5 $\frac{1}{2}$
" 81	30,5	13,9	44,4	14,9	11	1,35	11,4	5 $\frac{3}{4}$
" 82	31,3	12,8	44,1	14,8	9,9	1,49	10,4	5 $\frac{3}{4}$
" 83	28,5	13,4	41,9	14,4	10,6	1,35	10,4	5 $\frac{1}{2}$
" 84	32	14,7	46,7	15,1	11,4	1,32	12	5 $\frac{3}{4}$
" 85	30,2	13,5	43,7	13,8	10	1,38	9,8	5 $\frac{3}{4}$
" 86	27,7	12,3	40	13,7	9,9	1,38	10	5 $\frac{1}{2}$
" 87	27,3	12,2	39,5	13,1	9,4	1,39	10,1	5 $\frac{1}{2}$
" 88	30,9	14,3	45,2	15,6	10,8	1,44	11,5	5 $\frac{3}{4}$



Nr. und Fund- platz	Schalen- höhe H	Schalen- dicke D	Absolute Schalen- größe H + D	Mün- dungs- höhe MH	Mün- dungs- breite MB	Mün- dungs- Index MH MB	Abstand der End- punkte der Lippe	Zahl der Win- dun- gen
A 89	29,8	12,5	42,3	13,6	9,9	1,37	9,7	5 $\frac{1}{2}$
" 90	29,7	12,7	42,4	14,4	10,8	1,37	11	5 $\frac{1}{2}$
" 91	36	15,1	51,1	17,7	12,5	1,41	13,2	6
" 92	32,2	13,7	45,9	15,1	10,6	1,42	11,2	6
" 93	31,9	13,7	45,6	15,3	10,5	1,45	11,2	6
" 94	34	14,3	48,3	16	10,5	1,52	11,5	6 $\frac{1}{4}$
" 95	32,5	14	46,5	15,5	11,4	1,35	11,9	6
" 96	30	12,8	42,8	13,9	11,2	1,24	10,8	5 $\frac{3}{4}$
" 97	31,5	12,3	43,8	14,1	9,6	1,46	10,8	6
" 98	33,8	14,2	48	16	10,5	1,52	12	6
" 99	29	13	42	13,5	10,5	1,28	10,4	5 $\frac{1}{2}$
" 100	30,9	13,7	44,6	15	10,5	1,42	10,9	5 $\frac{3}{4}$
N 1	41,9	15,8	57,7	18,7	12,3	1,52	13,7	6 $\frac{1}{4}$
" 2	39,8	14,3	54,1	—	12,4	1,42	—	6 $\frac{1}{2}$
" 3	36,5	13,3	49,8	15	10,5	1,47	11,2	6
" 4	31,4	12	43,4	14,7	10	1,47	10	5 $\frac{3}{4}$
" 5	40	14,7	54,7	16,7	12	1,39	11,5	6 $\frac{1}{4}$
" 6	33,7	13,8	47,5	15	11,3	1,32	11	5 $\frac{3}{4}$
" 7	36	13,4	49,4	15,8	11,5	1,37	12	6
" 8	33	12,6	45,6	14,3	10,5	1,36	10,7	6 $\frac{1}{4}$
" 9	35,6	13	48,6	15	10,7	1,41	10,7	6 $\frac{1}{4}$
" 10	31,6	12,3	43,9	14	10,5	1,33	11	6 $\frac{1}{4}$
" 11	31,4	13,3	44,7	14,5	10,7	1,35	10,7	5 $\frac{3}{4}$
" 12	35,9	13,3	49,2	14,5	10,8	1,34	10,8	6 $\frac{1}{4}$
" 13	33,7	12,8	46,5	14,7	10,8	1,35	10,8	6
" 14	31,4	12,8	44,2	14,7	10,8	1,35	10,8	5 $\frac{3}{4}$
" 15	37,9	13,8	51,7	16	11,3	1,41	12,2	6 $\frac{1}{4}$
" 16	33	14	47	14,7	11,2	1,31	11,2	5 $\frac{3}{4}$
" 17	34,5	13	47,5	15,8	10,9	1,44	10,9	6
" 18	34	14,5	48,5	14,9	10,9	1,36	10,9	6 $\frac{1}{4}$
" 19	29,3	12,2	41,5	13,9	10,9	1,27	10,9	—
" 20	33,5	12	45,5	15	10,1	1,48	10,9	6 $\frac{1}{4}$
" 21	30,2	12,4	42,6	14	10,7	1,31	10,7	5 $\frac{1}{2}$
" 22	31,5	12,7	44,2	13,5	10,5	1,28	10,5	5 $\frac{1}{4}$
" 23	31,7	12	43,7	13,4	10	1,34	9,3	6 $\frac{3}{4}$
" 24	29,6	11,8	41,4	14	9,9	1,41	9,9	5 $\frac{3}{4}$
" 25	32,4	12	44,4	16,3!	11	1,48	11,5	5 $\frac{3}{4}$
" 26	31	13	44	15	10,3	1,45	11	5 $\frac{3}{4}$
" 27	31	12,5	43,5	14	11	1,27	10	5 $\frac{3}{4}$
" 28	31,5	12,5	44	14	10,4	1,34	10,4	5 $\frac{3}{4}$

Nr. und Fund- platz	Schalen- höhe H	Schalen- dicke D	Absolute Schalen- größe H + D	Mün- dungs- höhe MH	Mün- dungs- breite MB	Mün- dungs- Index $\frac{MH}{MB}$	Abstand der End- punkte der Lippe	Zahl der Win- dun- gen
N 29	31,1	12	43,1	12,4	9,4	1,31	9,4	6 $\frac{1}{4}$
„ 30	28,2	11,9	40	13	10	1,30	10	5 $\frac{3}{4}$
„ 31	25,7	10,5	36,2	12	9,1	1,31	9,1	5 $\frac{1}{2}$
„ 32	27,6	11,4	39	13	9,8	1,32	9,5	5 $\frac{1}{2}$
„ 33	30	11,8	41,8	13,9	10	1,39	10,5	5 $\frac{3}{4}$
„ 34	31,7	13	44,7	15,4	11	1,40	11	5 $\frac{3}{4}$
„ 35	35	12,8	47,8	14,9	10	1,49	10,5	6 $\frac{1}{2}$
„ 36	29,5	11,8	41,3	14	10,5	1,32	10	5 $\frac{3}{4}$
„ 37	28,8	11,4	40,2	13	10	1,30	10	5 $\frac{1}{2}$
„ 38	29	11,5	40,5	12,5	9,3	1,34	9,7	5 $\frac{3}{4}$
„ 39	29,8	11,5	41,3	13,4	9,7	1,38	9,7	5 $\frac{3}{4}$
„ 40	33,9	13,8	47,7	16,8	11	1,52	11,6	5 $\frac{3}{4}$
„ 41	31	11,6	42,6	13,5	9,7	1,39	9,7	6
„ 42	30,7	12,5	43,2	14	9,6	1,45	10	5 $\frac{1}{2}$
„ 43	31,2	12	43,2	14,9	10,2	1,46	10,7	6 $\frac{1}{4}$
„ 44	40,5	15,5	56!	17,5	12,6	1,38	12,6	6 $\frac{1}{2}$
„ 45	32,3	13,9	46,2	15	11,2	1,33	11,4	5 $\frac{3}{4}$
„ 46	33,7	13,4	47,1	15	11	1,36	11	6
„ 47	34	12,6	46,6	14,3	9,0	1,47	10,1	5 $\frac{3}{4}$
„ 48	33	11,7	44,7	13,2	9,7	1,35	8	6 $\frac{3}{4}$
„ 49	29,4	11,7	41,1	13,5	10	1,35	9,7	5 $\frac{3}{4}$
„ 50	28,7	11	39,7	13	9,4	1,37	9,4	5 $\frac{3}{4}$
„ 51	30	12,3	42,3	14	10	1,40	10	6
„ 52	33,9	13,4	47,3	15	10,9	1,46	11,4	6
„ 53	35	12,7	47,7	15,5	11,3	1,37	11,3	6 $\frac{1}{4}$
„ 54	32	12	44	13,8	10,4	1,32	9,6	6
„ 55	26,9	10,9	37,8	13	9,2	1,41	9,2	5 $\frac{1}{2}$
„ 56	28,3	11,2	39,5	13	9,5	1,36	9,4	5 $\frac{1}{2}$
„ 57	30,5	12	42,5	14	10	1,40	10,2	5 $\frac{3}{4}$
„ 58	27,4	11	38,4	13,6	10	1,36	9,3	5 $\frac{1}{4}$
„ 59	34	11,9	45,9	15	10	1,50	10	6
„ 60	29,8	11,7	41,5	13,6	9,7	1,40	9,4	5 $\frac{1}{2}$
Of 1	40,7	13,4	54,1	16	10,6	1,50	11,7	6 $\frac{1}{4}$
„ 2	40	12,4	52,4	14	9,7	1,44	9,4	6 $\frac{1}{2}$
„ 3	32	12,3	44,3	14,6	10,3	1,41	10,3	6
„ 4	36,2	13,4	49,6	16	11,4	1,40	11,4	6
„ 5	34,9	13,3	48,2	15	10,9	1,37	10,3	6
„ 6	38,3	13,3	51,6	16	11	1,45	10,5	6 $\frac{1}{2}$
„ 7	36,4	14	50,4	16,7	11,1	1,50	12	6
„ 8	33	12,8	45,8	15,2	11	1,38	11	5 $\frac{3}{4}$

Nr. und Fund- platz	Schalen- höhe	Schalen- dicke	Absolute Schalen- größe	Mün- dungs- höhe	Mün- dungs- breite	Mün- dungs- Index	Abstand der End- punkte der Lippe	Zahl der Win- dun- gen
	H	D	H + D	MH	MB	MH MB		
Of 9	32	12,3	44,3	14	10,6	1,32	10,6	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
„ 10	31,8	12	43,8	13,4	10	1,34	9,6	6
„ 11	31	12	43	13,5	9,9	1,36	9,9	5 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
„ 12	28,2	12	40,2	13,2	10	1,32	10	5 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
„ 13	32,4	13	45,4	15,5	10,9	1,42	10,9	6
„ 14	31,3	12	43,3	14,1	10,9	1,29	10,9	5 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
„ 15	32,4	12,5	44,9	15	10,5	1,42	10,8	6
„ 16	32	12	44	13,6	9,9	1,37	9,9	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
„ 17	31	12	43	14,1	10,3	1,36	10,7	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
„ 18	29	11,2	40,2	13,3	9,5	1,40	9,6	5 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
„ 19	29,5	11,6	41,1	13,5	10,0	1,35	10,0	5 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
„ 20	30,8	12,1	42,9	14	10,5	1,33	10,4	5 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
„ 21	31,9	11,9	43,8	14	9,5	1,47	9,9	6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>
„ 22	28,6	11,6	40,2	13	9,4	1,38	9,7	5 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
„ 23	28,6	11,6	40,2	14	10	1,40	10	5 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
„ 24	27,5	11,7	39,2	12,9	10	1,29	9,7	5 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
„ 25	28,2	12	40,2	13,4	10	1,34	9,5	5 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
„ 26	33,5	12,1	45,6	14,5	10	1,45	10,4	6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
„ 27	30,8	12,9	43,7	15,1	10,8	1,39	11	5 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
„ 28	29,4	11,9	41,3	13	9,7	1,34	9,7	6
„ 29	30,2	12,3	42,5	14	10	1,40	10	5 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
„ 30	30	11,8	41,8	13,4	10	1,34	9,6	5 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
„ 31	27,9	11,5	39,4	13,4	9	1,48	9	5 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
„ 32	28,8	11,2	40	13,7	9	1,52	9	5 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
„ 33	27,4	11	38,4	12,2	9	1,35	9	5 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
„ 34	37	12,9	49,9	15	11,1	1,35	11	6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
„ 35	36,4	13,5	49,9	15,5	11	1,39	10,9	6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
„ 36	34,5	13,3	47,8	15,5	10,9	1,42	10,9	6
„ 37	31,4	12	43,4	13,7	10	1,37	9,7	6
„ 38	30,5	12	42,5	14,5	9,9	1,46	10	5 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>
„ 39	28,8	11,6	40,4	13,7	10	1,37	10	5 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>



# Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen III.

Der Melanismus der Nonne, *Lymantria monacha* L.

Von Richard Goldschmidt, Berlin-Dahlem.

(Hierzu Tafel 6—8 und 2 Textfiguren.)

(Eingegangen am 18. April 1920.)

## Inhalt.

	Seite
I. Einleitung . . . . .	90
II. Zusammenfassung der genetischen Resultate . . . . .	91
1. Die sechs Hauptformen von Weibchen . . . . .	93
2. Die neun Hauptformen von Männchen . . . . .	95
3. Die Kreuzungen . . . . .	97
III. Einzelbesprechung der Stammbäume . . . . .	119
1. Stamm . . . . .	119
a) Stammbaum . . . . .	119
b) Einzelzuchten . . . . .	121
2. Stamm . . . . .	125
a) Stammbaum . . . . .	125
b) Einzelzuchten . . . . .	126
3. Stamm . . . . .	130
a) Stammbaum . . . . .	130
b) Einzelzuchten . . . . .	132
4. Stamm . . . . .	137
a) Stammbaum . . . . .	137
b) Einzelzuchten . . . . .	138
5. Stamm . . . . .	140
a) Stammbaum . . . . .	140
b) Einzelzuchten . . . . .	141
6. Stamm . . . . .	143
a) Stammbaum . . . . .	143
b) Einzelzuchten . . . . .	144

	Seite
7. Stamm . . . . .	148
a) Stammbaum . . . . .	148
b) Einzelzuchten . . . . .	148
IV. Mutation . . . . .	149
V. Nichtauseinanderweichen der Geschlechtschromosomen . . . . .	150
VI. Cytologisches . . . . .	151
VII. Die biologische und evolutionistische Seite des Problems . . . . .	153
VIII. Schwarze und weiße Nonnenraupen . . . . .	159

## I. Einleitung.

Die im folgenden mitgeteilten Untersuchungen wurden in den Jahren 1909—1914 ausgeführt, kommen aber infolge der Zeitereignisse erst jetzt zur Veröffentlichung. Um die hier behandelten Probleme erschöpfend zu lösen, wären ein paar Jahre weiterer Studien nötig gewesen. Da aber die Arbeit nun einmal vor 6 Jahren zu Ende kam und aus den bereits vorliegenden Ergebnissen hervorgeht, daß irgend welche weiteren Resultate von prinzipieller Bedeutung nicht zu erwarten sind, so teilen wir jetzt die erhaltenen Befunde mit. Wir sind uns dabei darüber klar, daß weitere Untersuchungen die gefundene Formulierung in diesem oder jenem Punkte durch Zufügung weiterer Komplikationen verbessern mögen. Wir bezweifeln aber, daß dadurch die Lösung des Hauptproblems, das der Arbeit mit diesem Objekt zugrunde lag, der evolutionistischen Seite des Falls, wesentlich gefördert würde. Wir werden vielmehr später sehen, daß wahrscheinlich am entscheidenden Punkt die Genetik der Physiologie wird weichen müssen.

Für den Kenner der genetischen Literatur bedarf es keiner weiteren Begründung, warum gerade dieses Objekt zur Untersuchung gewählt wurde. Es ist bekannt, daß bei einer ganzen Reihe von Lepidopteren während der Lebenszeit der jetzigen Generation melanistische Aberrationen allmählich die Stammformen zu verdrängen begonnen haben. In vielen Fällen ist der zeitliche und örtliche Fortschritt dieses Prozesses wohl bekannt, für den der Birkenspanner *Amphidasys betularia* und die Nonne *Lymantria monacha* die bekanntesten Beispiele sind.

Der Gedanke liegt nahe, das Wesen dieses eigenartigen Artumwandlungsprozesses, wenn man ihn so nennen will, durch eine genetische Analyse zu ergründen. In der Literatur finden sich denn auch zahlreiche Einzelmitteilungen über Kreuzungen von melanistischen Formen. Die bisher vorliegende Ausbeute ist aber eine sehr geringe. Im allgemeinen läßt sich kaum mehr daraus schließen, als daß die melanisti-

schen Formen dominante Mutationen darstellen (siehe z. B. Gerschler und Bowater). Wo aber Übergänge zwischen den hellen und dunklen Typen vorkommen, haben die Resultate bisher jeder Erklärung gespottet; unseres Wissens ist eine solche auch nie versucht worden, auch nicht in den wenigen umfangreichen Versuchsserien, die bisher vorliegen, z. B. von Schroeder, Prout und Bacot, Alexander, Bowater. Was nun unser Objekt betrifft, so bietet es den Reiz und zugleich die Schwierigkeit, daß eine kontinuierliche Serie weißer bis schwarzer Formen vorkommt, was die Analyse sehr verwickelt gestaltet. So ist es wohl zu erklären, daß in der Literatur bisher gar kein verwendbares Material vorliegt. Standfuß hat ein paar isoliert stehende Kreuzungen berichtet und Schroeder führte umfangreiche Zuchten aus, deren widerspruchsvolle Resultate eine Analyse hoffnungslos erscheinen ließen. Wir selbst hatten zwar schon 1911 den Anteil der geschlechtsbegrenzten Vererbung an dem Fall erkannt und auf der Versammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft in Basel berichtet, aber nichts darüber veröffentlicht, da das Verständnis der Komplikationen des Falls noch fehlte.

## II. Zusammenfassung der genetischen Resultate.

Versuche mit aus der freien Natur stammenden und daher heterozygotem Material können natürlich nicht in der einfachen Linie verlaufen wie Experimente mit homozygot gezüchteten Kulturrassen. Wenn man dazu noch die Schwierigkeiten der Paarung infolge von ungleichzeitigem Schlüpfen der Individuen, ungleicher Kopulationslust usw. nimmt, so ergibt es sich, daß die Stammbäume einer derartigen Untersuchung ziemlich verwickelt werden. Dies läßt es wünschenswert erscheinen, in der Darstellung die aus dem Material abgeleiteten Ergebnisse voranzustellen.

In allgemeiner Form ist das Resultat der genetischen Analyse des Melanismus der Nonne dies: Der eine ununterbrochene Reihe von weiß bis schwarz zeigende sukzessive Melanismus wird bedingt durch die Rekombination von drei Faktorenpaaren, von denen das eine geschlechtsbegrenzt ist. Es liegt also eine Kombination von Polymerie mit geschlechtsbegrenzter Vererbung vor, am nächsten vergleichbar dem von Pearl bearbeiteten Modus der Vererbung der Fruchtbarkeit bei Hühnern und dem Bateson-Punnettischen Fall der Pigmentierung der Negerhühner. Die Wirkung der Faktoren ist in großen Zügen die (s. die Abbildungen auf Taf. 6, 7):



1. Faktor **B**. Er bewirkt, wenn allein vorhanden, eine von den Mittelbinden ausgehende Pigmentvermehrung. In heterozygotem Zustande bedingt er nur eine beträchtliche Verstärkung der Zickzackbinden beim Weibchen, während auf dem männlichen Flügel die mittleren Binden von sich ausbreitendem Pigment verdeckt werden, wie sogleich näher beschrieben wird. In homozygotem Zustand bedingt er allein beim Weibchen einen ähnlichen Zustand wie beim Männchen in heterozygotem; das homozygote Männchen ist fast oder ganz grauschwarz. Der Faktor zeigt eine einfache Mendelspaltung.

2. Faktor **C**. Dieser, ein Verdüsterungsfaktor, auf dessen Anwesenheit die höheren Stufen des Melanismus beruhen, wird geschlechtsbegrenzt vererbt, ist somit im Weibchen stets heterozygot (simplex), im Männchen kann er auch homozygot (duplex) erscheinen. Allein bedingt er eine Erzeugung schwarzen Pigments, das die Hinterflügel ganz überzieht, auf den Vorderflügeln sich von den Mittelbinden und dem Außenrand her ausbreitet, und, da es viel schwärzer erscheint als das vom Faktor B bedingte Pigment, stets den Tieren einen schwärzlichen, nicht grauen Charakter gibt. Durch Zusammenarbeiten (Additionswirkung) mit dem Faktor B werden die verschiedenen höheren Stufen von Melanismus erzeugt.

3. Faktor **A**. Dieser Faktor konnte noch nicht vollständig analysiert werden. Seine Anwesenheit wird bei Fehlen von B und C dadurch bemerkbar, daß die dann weißen Tiere in der Intensität ihrer Zeichnung variieren, ja beim Männchen leichte Pigmentierung der Hinterflügel beginnt. Bei Anwesenheit der anderen Faktoren verschiebt er den typischen Grad der Schwärzung etwas nach der dunkeln Seite. Es konnte noch nicht mit Sicherheit festgestellt werden, ob es sich um einen unabhängig mendelnden Faktor handelt oder um einen Faktor, der sich als multipler Allelomorph zu B verhält. Ersteres ist wahrscheinlicher.

Wir wollen nun zunächst eine Darstellung der melanistischen Typen nach ihrer faktorialen Zusammensetzung geben. Dabei lassen wir den Faktor A im wesentlichen beiseite und notieren nur da seine Wirkung, wo sich etwas von ihr nachweisen läßt. Von B und C sind 6 weibliche und 9 männliche Kombinationen möglich. Da C geschlechtsbegrenzt ist, setzen wir es mit einem X in Klammern.

Zuvor noch ein Wort über die Zeichnungselemente, um die es sich handelt (s. Abbildungen Taf. 6. 7). Die weißen Vorderflügel des Weibchens der Stammform zeigen fünf schwarze Zickzackbinden. Die erste

dicht an der Flügelbasis gelegene ist mehr oder minder rudimentär. Die anderen beginnen am Flügelvorderrand mit einem verbreiterten Fleck und verlaufen dann in nach außen offenem Bogen von charakteristischer Anordnung von Flügelader zu Flügelader bis zum Hinterrand des Flügels. Hier treffen die 2. bis 4. Binde zusammen und verschmelzen mehr oder weniger zu einem die Mitte des Hinterrandes einnehmenden Fleck, dem Hinterrandsfleck. Der Außenrand von Vorder- wie Hinterflügeln wird von einer Punktreihe eingenommen, deren stärkster mit einer verbreiterten Welle der 5. Binde zu verschmelzen neigt. Außerdem liegt auf der 3. Binde der von ihr unabhängige Mond, nach innen davon ein Punkt und ein paar Punkte zwischen 1. und 2. Binde. Die Hinterflügel sind im wesentlichen einfarbig rosa. Die Zeichnung der männlichen Flügel ist die gleiche wie die der weiblichen, nur sind infolge der gedrungeneren Flügelform die Binden mehr einander genähert und ferner deckt sich der Mond nicht so weitgehend mit der 3. Binde, sondern liegt noch immer vor ihr. Bei flüchtiger Betrachtung gewinnt man dadurch den Eindruck, daß an dieser Stelle eine weitere Binde vorhanden sei.

Die Körperfarbe entspricht so ziemlich der der Hinterflügel und das trifft auch für die melanistischen Formen zu, deren Körper fortschreitend sich mit jenen schwärzt.

### 1. Die sechs Hauptformen von Weibchen.

a) ♀ **bb (c X)**. Rezessiv in b und c. Dies sind die typischen weißen monacha-Weibchen (Abbildung Taf. 6, linke Hälfte, 1. und 2. Reihe). Bei ihnen unterscheidet man verschiedene Grade von Helligkeit, die vielleicht teilweise nur Modifikationen darstellen. Zum Teil sind sie aber das Resultat der Rekombinationen mit dem Faktor A. Wir sprechen also die ganz hellen als aa und die mit ziemlich intensiver Zeichnung als Aa und AA an. Bei ersteren sind alle Binden zart und stellenweise fast verschwunden, der Hinterrandsfleck nicht ausgebildet. Bei letzteren erscheint dieser „Fleck“ als ein breitrandiges Polygon mit noch weißer Innenfläche. Die Figuren der 1. Reihe gehören zur ersten, die der 2. Reihe zur zweiten Gruppe.

b) ♀ **Bb (c X)**. Heterozygot in B, rezessiv in c. Diese Weibchen werden gewöhnlich von den Sammlern mit zur Stammform gerechnet. Sie unterscheiden sich aber von der vorigen Gruppe durch beträchtliche Verstärkung der schwarzen Zeichnung. Am deutlichsten erkennt man sie im Ruhezustand der Tiere, wenn die Vorderflügel dach-

förmig zusammengefaltet sind. Dann kommen die Hinterrandflecke in der Mittelbinde zur Deckung und erscheinen als ein sehr deutliches Zeichnungselement. Bei der Gruppe a findet sich nun an dieser Stelle ein schwarzes Polygon mit weißer Fläche, bei dieser Gruppe aber ein kompakter schwarzer Fleck, wie dies Taf. 6 linke Hälfte, 3. Reihe zeigt. Im übrigen ist die ganze Bindenzeichnung kräftiger entwickelt und die 3. und 4. Binde neigen dazu, durch Verbreiterung miteinander in Kontakt zu treten, besonders in der Flügelmitte. Die Abbildungen zeigen den Typus dieser Weibchen. Wir bezeichneten sie in unseren Protokollen als „stark gezeichnet“ im Gegensatz zu schwach und mittelstarker Zeichnung der vorigen Gruppe. Der Faktor A dokumentiert sich bei dieser Gruppe durch Abschwächung oder Verstärkung des Typus. In ersterem Fall (aa) erscheinen die Weibchen „mittelstark“ gezeichnet, in letzterem (Aa und AA) stärker als typisch gezeichnet durch beginnendes Zusammenfließen der 3. und 4. Binde (ebenda, 4. Reihe). In unseren Protokollen (vor der Ableitung der Interpretation) waren sie als „recht stark gezeichnet“ notiert worden.

c) ♀ **BB (c X)**. Homozygot in B, rezessiv in c. Diese sehr typischen Weibchen werden von den Sammlern oft als *nigra* bezeichnet. Ihr Hauptcharakteristikum ist das Auftreten schwarzer Schuppen zwischen der 3. und 4. Binde, die dadurch, wenn aus einiger Entfernung betrachtet, als breites schwarzes Band erscheinen. Bei den Plusindividuen der Gruppe beginnen auch schwarze Schuppen zwischen 5. Binde und Flügelrandflecken zu erscheinen und die Hinterflügel nehmen statt des rosa einen grauen Ton an. Die Anwesenheit des Faktors A zeigt sich darin, daß die Minusindividuen (aa) in bezug auf Schwärzung den Plusindividuen (AA) der letzten Gruppe gleichen, während die Plusindividuen (AA) durch Verdüsterung der Hinterflügel und Auftreten von schwarzen Schuppen am Flügelrand sich der nächsten Gruppe nähern. Sie waren in unseren Protokollen als „düster“ notiert worden (Abbildung, Taf. 6, linke Hälfte, 5. und 6. Reihe).

d) ♀ **bb (C X)**. Rezessiv in b, aber mit C. Die Anwesenheit des Faktors C bedingt in allen Kombinationen die höheren Stufen der Pigmentierung (beim Weibchen!), die den eigentlichen Nigrismus und Melanismus darstellen. Dieser Weibchentypus würde von den Sammlern ebenfalls als *nigra* bezeichnet werden. Er unterscheidet sich von dem vorigen schon bei flüchtiger Inspektion durch den schwärzlichen Habitus. Die Hinterflügel sind rauchfarbig. Die Vorderflügel ähnlich denen der vorigen Gruppe, sie wirken aber dunkler, vor allem weil mehr schwarze



Schuppen sich am Flügelrand nach außen von der 5. Binde finden. Wenn diese zahlreich sind, so erscheint der Flügelrand wie von einer breiten grauen Binde eingenommen. Die Kombinationen mit A vermögen wir nicht mit einiger Klarheit zu unterscheiden (Abbildung Taf. 6, rechte Hälfte, 1. und 2. Reihe).

e) ♀ **Bb (C X)**. Heterozygot in B, dazu C. Dies sind die als eremita bezeichneten Weibchen. Ihr Habitus ist im allgemeinen schwarz, aber sie zeigen auf den Vorderflügeln noch mehr oder weniger viel weiß. Bei den Minusindividuen ist nur der Bereich der mittleren Binden und der Flügelrand geschwärzt, so daß man auch im Negativbild sie als schwarz mit zwei weißen Querbinden bezeichnen kann. Von da führen durch allmähliche Einlagerung schwarzer Schuppen in die weißen Flächen alle Übergänge bis zu ganz schwarzen Tieren, bei denen aber noch die Binden wie in satinierten schwarzen Seidenstoffen durchschimmern. Zuletzt verschwinden die weißen Schuppen an der Flügelwurzel. Die Anwesenheit des Faktors A dokumentiert sich in dem Typus dieser Reihe von relativ hellen (aa) über mittlere (Aa) zu fast schwarzen Individuen (AA). Sie waren in den Versuchsprotokollen als eremita I, II, III unterschieden worden (Abbildungen Taf. 6, rechte Hälfte, 3., 4., 5. Reihe).

f) ♀ **BB (C X)**. Homozygot in B, dazu C. Dies sind die atra-Weibchen, die typischerweise ganz schwarz sind, aber jedenfalls unter Beteiligung des Faktors A (aa) nach dem vorigen Typus hin variieren (Abbildung Taf. 6, rechte Hälfte, 6. Reihe).

## 2. Die neun Hauptformen von Männchen.

Die männliche Serie unterscheidet sich von der weiblichen dadurch, daß die Schwärzung der Flügel schon bei einer geringeren Zahl von Pigmentierungsfaktoren zustande kommt. Bei gleicher Erbformel sind also die Männchen wesentlich dunkler als die Weibchen. Diese Erscheinung ist den Züchtern melanistischer Aberrationen auch sonst bereits aufgefallen, wofür sich Belege bei Bowater finden. Der Grund dafür dürfte in dem physiologischen Phänomen der Pigmentierung zu suchen sein. Vielleicht können wir uns, mangels genauerer Kenntnisse, die Situation so vorstellen, daß die Pigmentierungsfaktoren eine quantitativ bestimmte Vermehrung der Pigmenterzeugung bedingen. Diese Quantität aber deckt den kleinen männlichen Flügel eher als den großen weiblichen Flügel.

a) ♂ **bb (c X) (c X)**. Rezessiv in b und c. Dies sind die weißen Männchen des monacha-Typus, deren Bindenanordnung der der hellsten Weibchen entspricht. In solchen rein rezessiven Zuchten findet sich aber eine gewisse Variation der Zeichnung, die im Extrem bis fast zum folgenden Typus führt. Wir führen sie auf die Rekombinationen mit dem Faktor A zurück. Die Variation besteht einmal in einer Verstärkung der Bindenzeichnung und bei den Plustieren (AA) im Auftreten pigmentierter Schuppen zwischen der 3. und 4. Binde, die so zusammenzufließen scheinen. Auch die Hinterflügel erscheinen bei solchen Individuen rauchfarben anstatt des zarten rosa (Abbildungen Taf. 7, linke Hälfte, 1. Reihe aa, 2. Reihe Aa, 3. Reihe AA).

b) ♂ **Bb (c X) (c X)**. Heterozygot in B, rezessiv in c. Diese Männchen können am einfachsten als das Gegenstück zu den Weibchen vom Typus c [(also BB (cX)] beschrieben werden. Durch Pigmentbildung zwischen der 3. und 4. Binde werden diese zu einem pigmentierten Querband zusammengezogen. Die der Anwesenheit des Faktors A zugeschriebene Variation führt nach der Minusseite zu Tieren, bei denen die Binden distinkt, aber sehr stark gezeichnet sind, nach der Plusseite (AA) zu solchen, bei denen vom Flügelrand her auch Pigment vordringt und die weißen Teile allmählich bedeckt, so daß der Flügel von weitem gesehen dunkelgrau und hellgrau gebändert erscheint (Abbildungen Taf. 7, linke Hälfte, 4. Reihe [minus], 5. Reihe [plus]).

c) ♂ **BB (cX) (cX)**. Homozygot in B, aber c. Während das Weibchen der entsprechenden Kombination noch weiß mit dem dunklen Querband erscheint, sind diese Männchen bereits auf den ganzen Flügeln pigmentiert. Die dünne Pigmentierung läßt sie graubraun erscheinen. Auch hier haben wir wieder die Variation, die die Rekombination mit A bedingt. Minusindividuen (aa) zeigen noch Reste von Weiß zwischen den Binden, Plusindividuen (AA) erscheinen schwarzbraun. Bei dieser Gruppe wie auch den folgenden findet man gelegentlich hellgraue oder mausgraue Individuen. Wir halten sie für Hemmungsbildungen. Dieser wie auch die weiterhin folgenden Typen lassen sich nur unvollkommen in nicht farbigen Abbildungen wiedergeben (Abbildungen Taf. 7, linke Hälfte, 6. Reihe [minus], 7. Reihe [plus]).

d) ♂ **bb (CX) (cX)**. Rezessiv in b, heterozygot in C. Die Ausbreitung des Pigments im Raum der mittleren Binden und am Flügelrand entspricht der der Plustiere des Typus b. Das Pigment erscheint aber nicht graubraun, sondern tief schwarz und die Hinterflügel sind schwärzlich. Wir bezeichnen sie als stark gebändert. Plusindividuen

(vielleicht der Faktor AA) sind bis zu einfarbig schwarz, aber im Raum zwischen 4. und 5. Binde ist noch eine Aufhellung sichtbar (Abbildungen Typus Taf. 7, rechte Hälfte, 2. Reihe, Plustyp desgl. 3. Reihe).

Bei dieser Gruppe kommt noch ein besonderer Typ vor, der möglicherweise durch ein multiples Allelomorph zu (CX) hervorgerufen wird. Hier sind die Vorderflügel weiß, aber die Zickzackbänder besonders intensiv geschwärzt, die Hinterflügel sind schwärzlich. Sie sind in der 1. Reihe der gleichen Tafel, rechte Hälfte, photographiert.

Alle nun folgenden Kombinationen sind im wesentlichen als schwarz zu bezeichnen. Abgesehen von den höchsten Stufen lassen sie sich aber an der Intensität der Schwärzung noch einigermaßen unterscheiden. Am deutlichsten sind die Unterschiede an den frisch geschlüpften Tieren, während sich nach dem Abtöten viel von dem Glanz verliert. Wir hatten seinerzeit jedes einzelne Individuum gleich nach dem Schlüpfen registriert und unterschieden sie als schwarze, samtschwarze, mohrenschwarze. Im wesentlichen deckt sich diese Unterscheidung mit den späteren Resultaten der Faktorenanalyse. Am getöteten Tier zeigen sich die Unterschiede vor allem am Grad der Schwärzung der Hinterflügel und an der Behaarung des Abdomens, die beide sich mit der Häufung von Pigmentierungsfaktoren progressiv schwärzen. Die Rekombinationen des Faktors A können kaum mehr unterschieden werden.

e) ♂ **bb (CX) (CX)**. Rezessiv in b, homozygot in C. Schwarze Tiere, nicht von anderen schwarzen unterscheidbar.

f) ♂ **Bb (CX) (cX)**. Heterozygot in B und C. Samtschwarze Tiere, die aber sehr häufig noch eine weiße Flügelwurzel aufweisen (Abbildungen Taf. 7, rechte Hälfte, 4. Reihe).

g) ♂ **BB (CX) (cX)**. Schwarze Tiere, aber nicht so dunkel wie die folgenden (Abbildungen ebenda 5. Reihe).

h) ♂ <b>Bb (CX) (CX)</b> .		Tiefschwarze Tiere, die wohl kaum vonein-
i) ♂ <b>BB (CX) (CX)</b> .		ander unterschieden werden können (Ab-
		bildungen Taf. 7, rechte Hälfte, 6. Reihe).

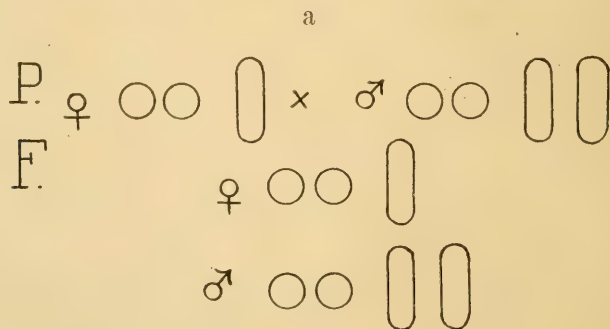
### 3. Die Kreuzungen.

In den Stammbäumen können sich nach Vorstehendem zwischen den sechs Sorten Weibchen und neun Sorten Männchen (abgesehen vom Faktor A) 54 Kreuzungskombinationen ergeben. Von ihnen wurden 28 erhalten, also etwa die Hälfte. Wir wollen nunmehr diese einzeln aufzählen mit dem Gesamtzuchtergebnis, dessen Zustandekommen im



einzelnen dann in der speziellen Schilderung der Zuchten berichtet wird. Dort werden sich dann auch die Notizen über den Faktor A wie über andere Besonderheiten, z. B. Mutation und Nichtauseinanderweichen der X-Chromosomen finden. Um dem Leser die mühsame Rekombination der Faktoren bei dieser Kombination von somatischer und geschlechtsbegrenzter Vererbung zu ersparen, stellen wir die Resultate mit Hilfe der Chromosomenlehre dar. Für den in einem gewöhnlichen Chromosom vererbten Faktor B setzen wir ein rundes Chromosom, das geschwärzt ist, wenn B vorhanden, weiß, wenn B fehlt (b). Das Geschlechtschromosom, in dem der Faktor C liegt, ist als längliches Chromosom wiedergegeben, wieder schwarz mit C, weiß mit c. Das weibliche Geschlecht ist heterozygot, hat ein X-Chromosom, das homozygote Männchen derer zwei.

A. Weiße ♀ Typus a mit den neun Arten Männchen gekreuzt.

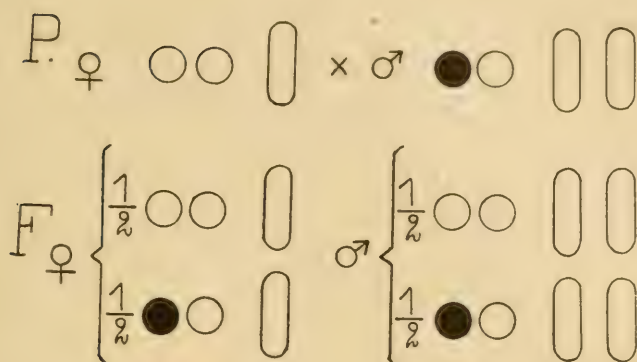


Zucht der reinen Rezessiven. Nur weiße ♀ Typus a und dgl. ♂ Typus a zu erwarten. Erhalten aus den Zuchten:

Nr.	♀ Typ. a	♂ Typ. a
M d	12	17
M f	7	13
M v	16	19 <sup>1)</sup>
M 21	22	27
M 57	6	5
N 10 e	2	1
	65	82

<sup>1)</sup> Siehe dazu später die Einzelbesprechung.

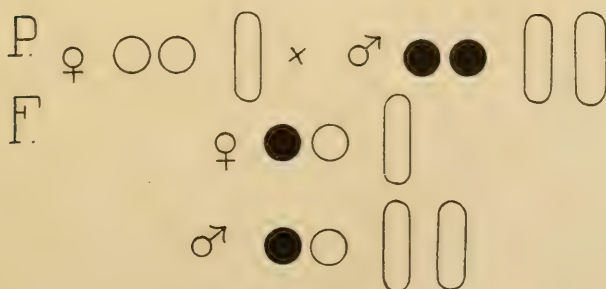
b



Erwartet: Die Hälfte der ♀ Typus a, die andere Hälfte Typus b (beide als weiß zu bezeichnen). Die Hälfte der ♂ Typus a, die Hälfte Typus b (grau gebändert). Erhalten:

Nr.	♀ Typ. a	♀ Typ. b	♂ Typ. a	♂ Typ. b
N 11 l	39	20	19	33
M 52	10	7	7	7
M e	6	6	3	5
M 46	7	9	10	12
M 61	6	8	11	8
M 12	7	9	17	10 <sup>1)</sup>
	75	59	67	75

c



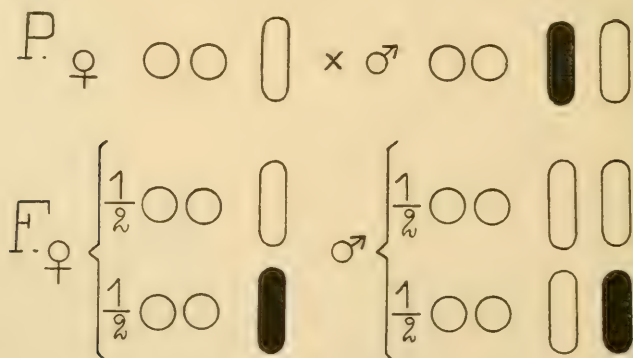
<sup>1)</sup> In dieser Zucht finden sich außerdem 3 dunkle Weibchen und 6 Männchen, die durch Mutation zu erklären sind. Siehe die Besprechung der Zucht bei Nr. 93.

Erwartet: Sämtliche Weibchen Typ. b (weiß, stark gezeichnet), sämtliche Männchen Typ. b (grau gebändert). Erhalten:

Nr.	♀ Typ. b	♂ Typ b	♀ Typ f	♂ Typ a
M 26	5	11	—	—
M 33	21	17	—	—
M 48	38	32	1	1
M 56	7	14	—	—
M 80	11	12	—	—
M 77	10	5	—	—
	92	91	1	1

Das eine schwarze Weibchen und weiße Männchen in M 48 bedarf einer besonderen Erklärung (s. später).

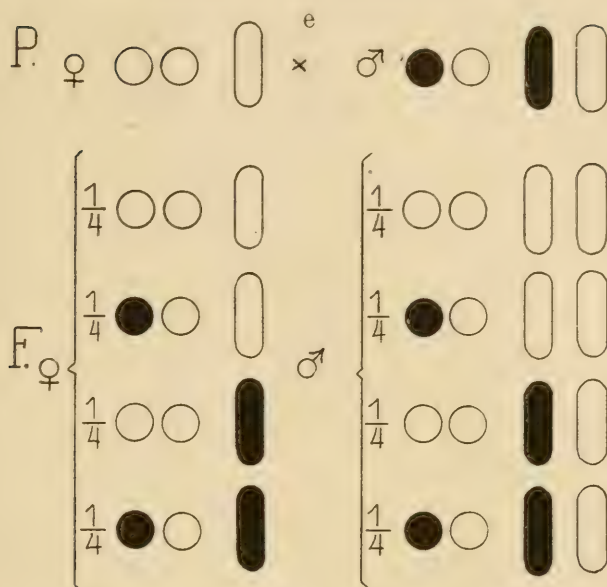
d



Erwartet: Die Hälfte der Weibchen weiß, die Hälfte Typ. d, also „düster“. Die Hälfte der Männchen weiß, die Hälfte Typ. d, also dunkel gebändert.

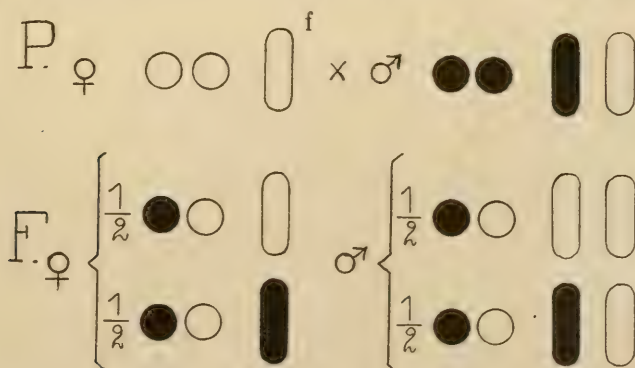
Nr.	♀ Typ. a	♀ Typ. d	♂ Typ. a	♂ Typ. d
M 10	8	8	11	20
N 11 n	3	2	5	6
M 54	5	7	2	2
M 39	7	4	8	6
	23	21	26	34





Erwartet werden:  $\frac{1}{4}$  ♀ Typ. e, also fast schwarz (eremita),  $\frac{1}{4}$  ♀ Typ. d, also „düster“,  $\frac{1}{4}$  ♀ Typ. b, also weiß, stark gezeichnet,  $\frac{1}{4}$  ♀ Typ. a weiß. Männchen:  $\frac{1}{4}$  schwarz Typ. e,  $\frac{1}{4}$  Typ. d, also stark gebändert bis schwarz,  $\frac{1}{4}$  Typ. b, also grau gebändert,  $\frac{1}{4}$  Typ. a, weiß.

Nr.	♀ Typ. a	♀ Typ. b	♀ Typ. d	♀ Typ. e	♂ Typ. a	♂ Typ. b	♂ Typ. d	♂ Typ. e
M x	3	4	2	1	3	4	2	3
M 15	3	4	5	4	4	8	6	4
M 74	3	3	5	4	3	2	5	4
M 1	7	8	5	5	—	14	10	12
	16	19	17	14	10	28	23	23

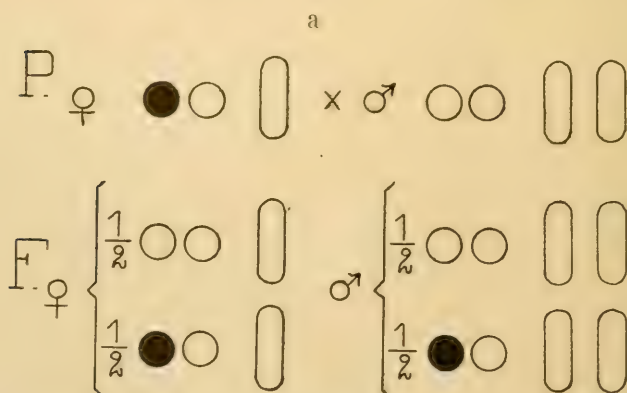


Erwartet: Die Hälfte der Weibchen Typ. e (eremita), die Hälfte Typ. b (weiß, stark gezeichnet). Die Hälfte der Männchen Typ. e (schwarz), die Hälfte Typ. b (grau gebändert).

Nr.	♀ Typ. b	♀ Typ. e	♂ Typ. b	♂ Typ. e
M 40	5	4	3	2

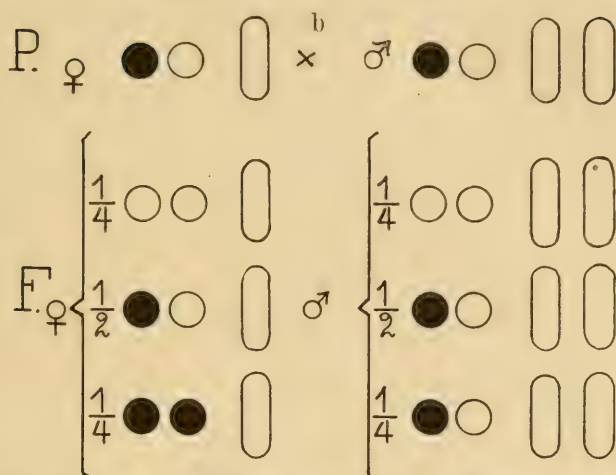
Die weiteren Kombinationen der weißen Weibchen Typ. a mit den schwarzen Männchen Typ. g, h, i fehlen. Es sei bemerkt, daß in dieser ersten Serie nicht weniger als im günstigsten Fall (bei Verwendung von Plusmännchen c und d) sieben verschiedene Kreuzungen von weißen Weibchen mit „schwarzen“ Männchen enthalten sind, deren jede ein anderes Resultat gibt. Für die Analyse des Falles bedeutet dies keine geringe Schwierigkeit.

B. Weiße ♀ Typus b (stark gezeichnet) mit den neun Sorten Männchen gekreuzt.



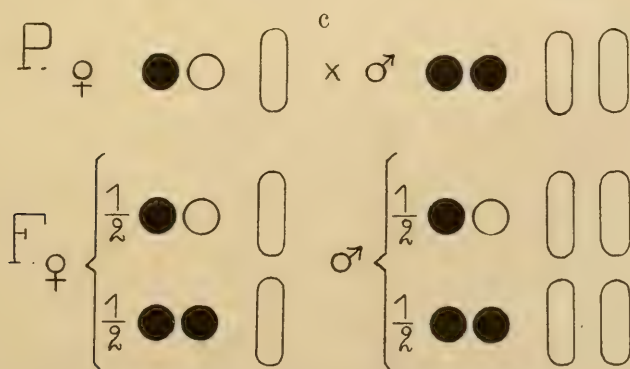
Erwartung: ♀  $\frac{1}{2}$  Typ. b (stark gezeichnet),  $\frac{1}{2}$  Typ. a (weiß),  
♂  $\frac{1}{2}$  Typ. b (grau gebändert),  $\frac{1}{2}$  Typ. a (weiß).

Nr.	♀ Typ. a	♀ Typ. b	♂ Typ. a	♂ Typ. b
M c	18	12	5	5
M q	8	5	4	9
	26	17	9	14



Erwartung: Die einfache monohybride Spaltung in Weibchen  $\frac{1}{4}$  Typ. a (weiß),  $\frac{2}{4}$  Typ. b (stark gezeichnet),  $\frac{1}{4}$  Typ. c (gebändert), Männchen  $\frac{1}{4}$  Typ. a (weiß),  $\frac{2}{4}$  Typ. b (gebändert),  $\frac{1}{4}$  Typ. c (grauschwarz).

Nr.	♀ Typ. a	♀ Typ. b	♀ Typ. c	♂ Typ. a	♂ Typ. b	♂ Typ. c
M b	2	5	3	3	8	3
M k	6	7	4	4	7	7
N 10 e	2	4	1 <sup>1)</sup>	—	3	2
N 10 d	4	11	6	7	17	10
M 19	12	17	10	8	22	7
M 20	2	5	3	4	9	4
M 22	4	8	3	5	8	4
M 27	5	12	6	9	23	11
M t	5	13	7	7	18	10
M y	2	3	3	3	5	3
	44	85	46	50	120	61





<sup>1)</sup> Hier außerdem ein Weibchen Typ. e, eremita, s. unten.

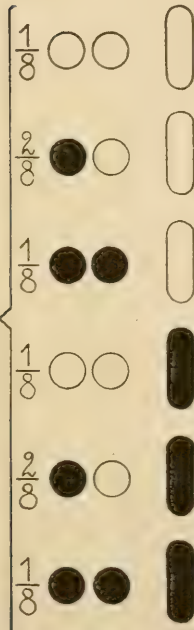
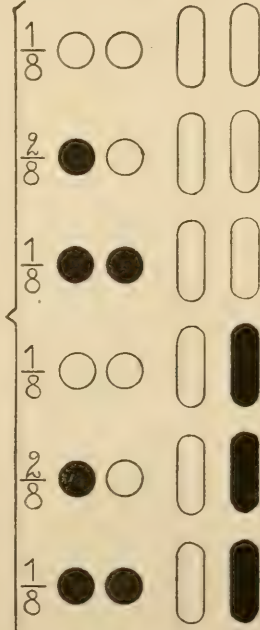




Erwartung: ♀  $\frac{1}{4}$  Typ. e (eremita),  $\frac{1}{4}$  Typ. d (düster),  $\frac{1}{4}$  Typ. b (stark gezeichnet),  $\frac{1}{4}$  Typ. a (weiß), ♂  $\frac{1}{4}$  schwarz (Typ. e),  $\frac{1}{4}$  dunkel gebändert (Typ. d),  $\frac{1}{4}$  grau gebändert (Typ. b),  $\frac{1}{4}$  weiß (Typ. a).

Nr.	Weibchen				Männchen			
	Typ. a	Typ. b	Typ. d	Typ. e	Typ. a	Typ. b	Typ. d	Typ. e
M 7	2	3	3	2	1	4	5	3
M 31	8	13	7	6	1	8	16	14
M 6	7	12	6	4	3	4	5	7
	17	28	16	12	5	16	26	24

P. ♀  × ♂ <sup>e</sup> 

F. ♀  ♂ 

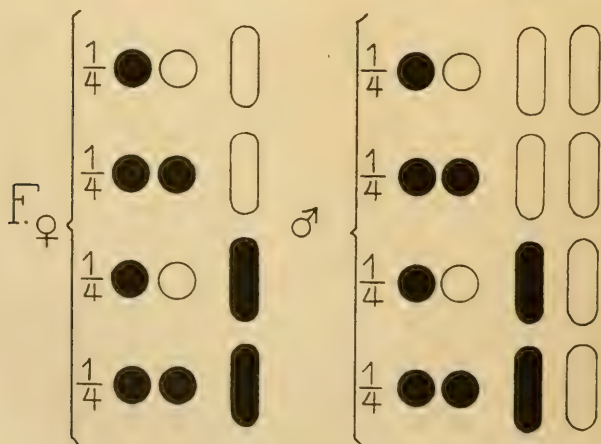
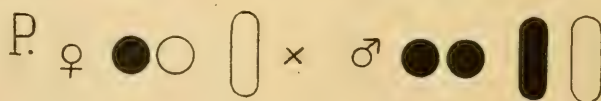
Erwartung: ♀  $\frac{1}{8}$  Typ. f (atra),  $\frac{2}{8}$  Typ. e (eremita),  $\frac{1}{8}$  Typ. d (düster),  $\frac{1}{8}$  Typ. c (gebändert),  $\frac{2}{8}$  Typ. b (stark gezeichnet),  $\frac{1}{8}$  Typ. a (weiß), ♂  $\frac{1}{8}$  Typ. f (tiefschwarz),  $\frac{2}{8}$  Typ. e (schwarz),  $\frac{1}{8}$  Typ. d (stark gebänd.),  $\frac{1}{8}$  Typ. c (grauschwarz),  $\frac{2}{8}$  Typ. b (grau gebänd.),  $\frac{1}{8}$  Typ. a (weiß).

Es ist zu diesen Zuchten zu bemerken, daß in ihnen, besonders in der weiblichen Reihe, die ganze Serie von Formen vom hellsten Weiß bis zum tiefsten Schwarz vertreten ist. Da eine gewisse Fluktuation in jedem Typus vorhanden ist (jedenfalls auch Rekombination mit dem Faktor A), so ist eine absolut einwandfreie Zählung unmöglich. Die Individuenzahlen in den einzelnen Klassen enthalten daher einen beträchtlichen persönlichen Fehler. Zur Illustration der Situation haben wir in Taf. 3 eine Serie von Weibchen der Zucht **M 13** zusammengestellt, die, ohne die genaue Kenntnis der Typen auf Grund der übrigen Zuchten als eine kontinuierliche Variationsreihe von weiß bis schwarz bezeichnet werden müßte.

Nr.	Weibchen						Männchen					
	Typ. a	Typ. b	Typ. c	Typ. d	Typ. e	Typ. f	Typ. a	Typ. b	Typ. c	Typ. d	Typ. e	Typ. f
M a	2	7	2	4	4	4	—	4	4	6	7	4
M 1	2	5	3	2	3	1	2	7	5	4	13	
M 13	7	11	8	5	7	5	1	10	7	10	24	
	11	23	13	11	14	10	3	21	16	20	48	

Abgesehen von der bereits erwähnten Unvollkommenheit der Zahlen fällt hier der große Mangel an weißen Männchen auf. Diese auch in anderen Zuchten typische Erscheinung wird uns später im biologischen Teil beschäftigen.

f

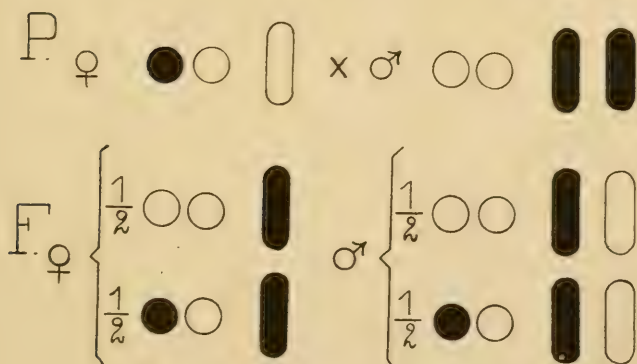




Erwartung: ♀  $\frac{1}{4}$  Typ. b (stark gezeichnet), ♂  $\frac{1}{4}$  Typ. b (grau gebänd.),  
 $\frac{1}{4}$  Typ. c (gebändert),  $\frac{1}{4}$  Typ. c (grauschwarz),  
 $\frac{1}{4}$  Typ. e (eremita),  $\frac{1}{4}$  Typ. e } schwarz.  
 $\frac{1}{4}$  Typ. f (atra),  $\frac{1}{4}$  Typ. f }

Nr.	Weibchen				Männchen			
	Typ. b	Typ. c	Typ. e	Typ. f	Typ. b	Typ. c	Typ. e	Typ. f
M 51	5	4	4	2	7	6	12	
M 87	9	6	5	5	6	7	10	
	14	10	9	7	13	13	22	

g



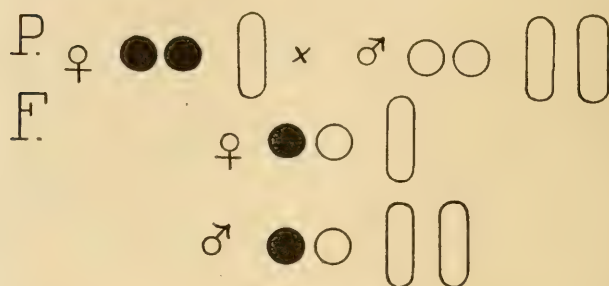
Erwartung: ♀  $\frac{1}{2}$  Typ. e (eremita), ♂  $\frac{1}{2}$  Typ. e (schwarz),  
 $\frac{1}{2}$  Typ. d (düster),  $\frac{1}{2}$  Typ. d (stark gebändert).

Nr.	♀ Typ. d	♀ Typ. e	♂ Typ. d	♂ Typ. e
M 4	8	10	12 (?)	16 (?)

Die anderen beiden Kombinationen, nämlich die von Weibchen Typ. b mit Männchen h, i fehlen.

C. Weiße Weibchen Typus C (gebändert) mit den neun Sorten Männchen gekreuzt.

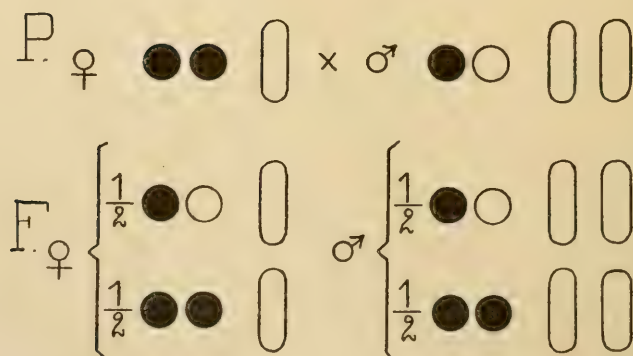
a



Erwartung: Alle Weibchen Typ. b, stark gezeichnet, alle Männchen Typ. b (grau gebändert).

Nr.	♀ Typ. b	♂ Typ b
M 34	17	23
M 35	15	12
	32	35

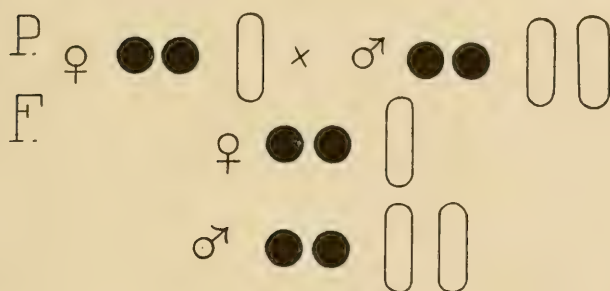
b



Erwartung: ♀  $\frac{1}{2}$  Typ. c (gebändert),  $\frac{1}{2}$  Typ. b (stark gezeichnet),  
 ♂  $\frac{1}{2}$  Typ. c (grauschwarz),  $\frac{1}{2}$  Typ. b (grau gebändert).

Nr.	♀ Typ. b	♀ Typ. c	♂ Typ. b	♂ Typ. c
N 11 i	3	1	2	1
M 9	5	9	3	7
M 37	17	11	15	20
M 43	5	3	3	3
M 53	7	9	12	9
M 79	4	3	3	4
	41	36	38	44

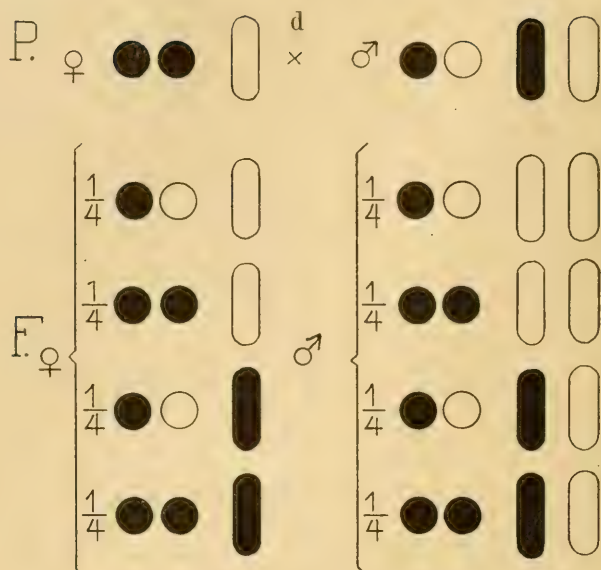
c



Erwartung: Alle Weibchen Typ. c (gebändert), alle Männchen Typ. c (grauschwarz). Dies ist also eine reinzüchtende homozygote Zucht mit einem festen geschlechtlichen Dimorphismus, nämlich zwischen weißen (gebänderten) Weibchen und grauschwarzen Männchen; leider wurden keine weiteren Generationen gezogen.

Nr.	♀ Typ. c	♂ Typ. c
M 2	12	10
M 5	27	23
M 36	9	13
M 63	10	9
M 66	7	2
M 68	2	2
	67	59

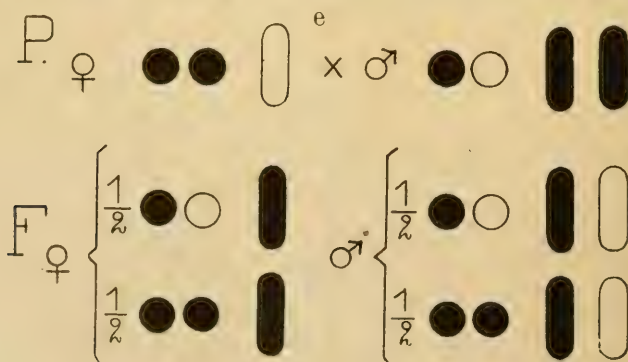




Erwartung: ♀  $\frac{1}{4}$  Typ. f (atra),  $\frac{1}{4}$  Typ. e (eremita),  $\frac{1}{4}$  Typ. c (gebändert),  $\frac{1}{4}$  Typ. b (stark gezeichnet),  
 ♂  $\frac{1}{4}$  Typ. f (schwarz),  $\frac{1}{4}$  Typ. e (schwarz),  $\frac{1}{4}$  Typ. c (grauschwarz),  $\frac{1}{4}$  Typ. b (grau gebändert)

Nr.	Weibchen				Männchen			
	Typ. b	Typ. c	Typ. e	Typ. f	Typ. b	Typ. c	Typ. e	Typ. f
M 41	4	8	7	10	6	10	32	

Es fällt wieder die zu geringe Zahl des hellsten Männchentyps auf.



Erwartung: ♀  $\frac{1}{2}$  Typ. f (atra),  $\frac{1}{2}$  Typ. e (eremita), ♂  $\frac{1}{2}$  Typ. f  $\frac{1}{2}$  Typ. e } schwarz.

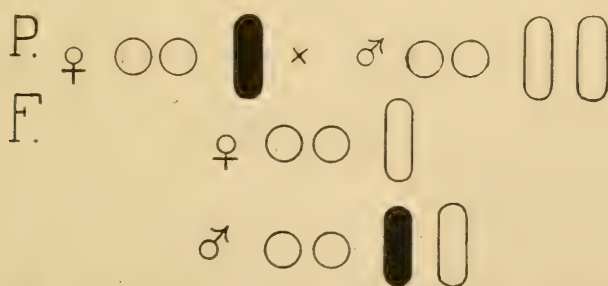
Nr.	♀ Typ. e	♀ Typ. f	♂ Typ. e	♂ Typ. f
M 84	14	12	22	

In dieser Gruppe fehlen die Kombinationen mit den Männchentypen d, f, g, i.

#### D. „Düstere“ Weibchen, Typus d gekreuzt mit den neun Männchensorten.

Hier begegnen uns zum erstenmal die Weibchen mit dem geschlechtsbegrenzten Faktor C und damit erscheint auch die Möglichkeit der Übers-Kreuz-Vererbung (criss-cross), von der es hier, infolge der Kombination mit Polymerie viele Unterarten gibt.

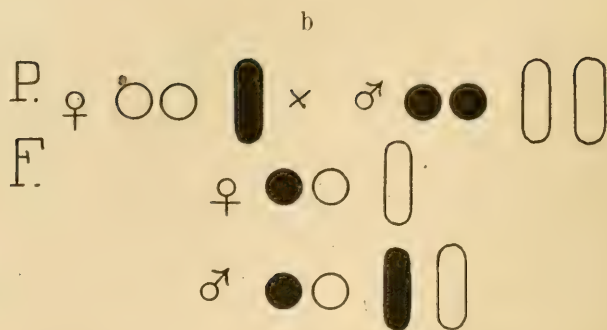
a



Dies ist der erste Übers-Kreuz-Fall: aus der Kreuzung düstere Weibchen (Typ. d) × weiße Männchen (Typ. a) entstehen weiße Weibchen (Typ. a) und stark gebänderte Männchen (Typ. d).

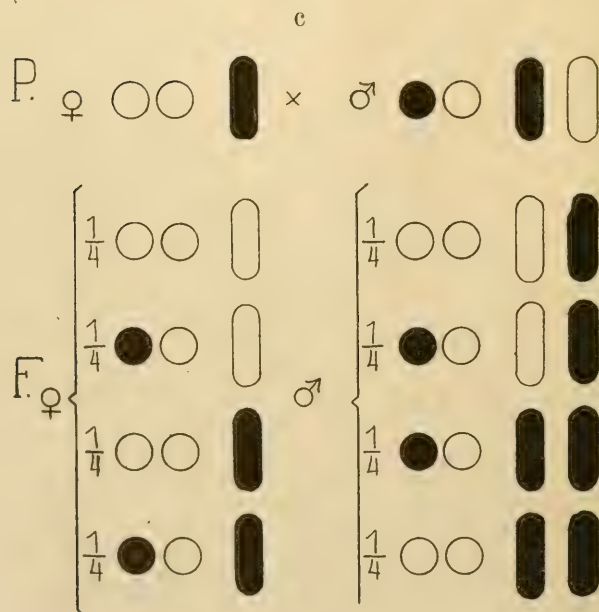
Nr.	♀ Typ. a	♂ Typ. d
M 55	19	12 dazu 1 ♀ Typ. d—e!

Das eine zwischen Typ. d und e stehende Weibchen wird durch „Nichtauseinanderweichen“ (non-disjunction) erklärt. Diskussion später.



Dies ist ein zweiter Typus von Über-Kreuz-Vererbung, da die Weibchen der Nachkommenschaft heller als die Mutter, die Männchen dunkler als die Väter sind.

Nr.	♀ Typ. b	♂ Typ. e
M 67	20	15



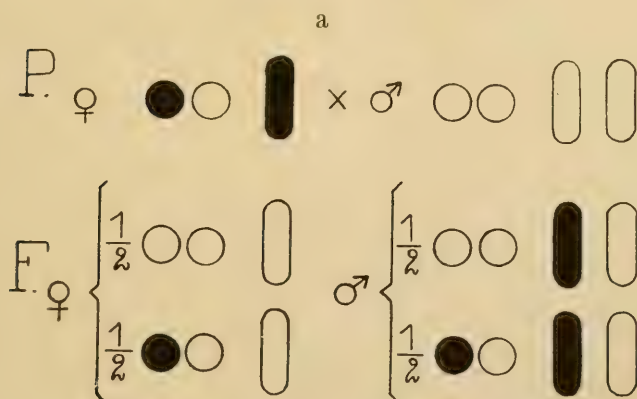


Erwartung: ♀  $\frac{1}{4}$  Typ. a,  $\frac{1}{4}$  Typ. b,  $\frac{1}{4}$  Typ. d,  $\frac{1}{4}$  Typ. e.  
 ♂  $\frac{1}{4}$  Typ. d,  $\frac{1}{4}$  Typ. e,  $\frac{1}{4}$  Typ. g,  $\frac{1}{4}$  Typ. h.

Nr.	♀ Typ. a	Typ. b	Typ. d	Typ. e	♂ Typ. d	Typ. e, g, h
P 2	4	2	2	3	2	6

Es fehlen die anderen fünf Kombinationen dieser Gruppe. Unter ihnen ist bemerkenswert die Kreuzung mit dem Männchentyp. g, da sie in einem festen Dimorphismus von Weibchen Typ. d und Männchen Typ. g resultiert.

#### E. Weibchen vom eremita-Typus (Typ. e) mit den neun Männchensorten gekreuzt.



Dies ist ein 3. Übers-Kreuz-Typus, da aus dunkeln Weibchen und hellen Männchen helle Weibchen und dunkle Männchen entstehen, nämlich  $\frac{1}{2}$  Weibchentyp. a,  $\frac{1}{2}$  Weibchentyp. b,  $\frac{1}{2}$  Männchentyp. d,  $\frac{1}{2}$  Männchentyp. e.

Nr.	♀ Typ. a	Typ. b	♂ Typ. d	Typ. e
M 64	19	12	24	15

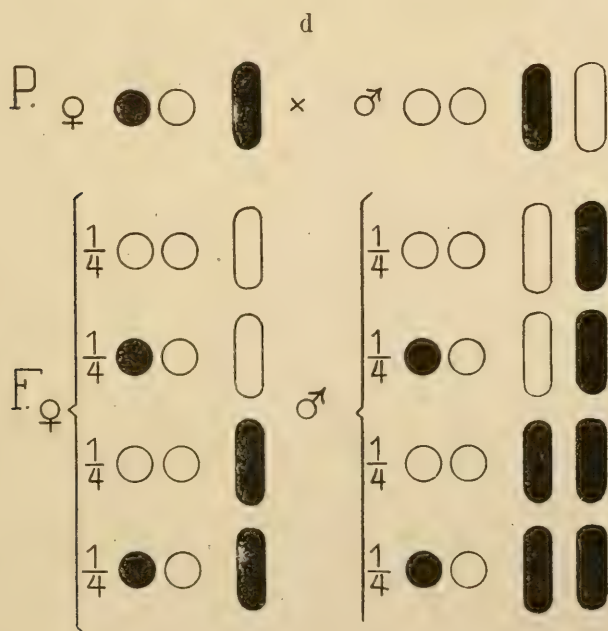


Ein 5. Übers-Kreuz-Typus, insofern als die Töchter heller als die Mutter und die Söhne dunkler als der Vater sind.

Erwartung:  $\circ$   $1/2$  Typ. c (gebändert),  $1/2$  Typ. b (stark gezeichnet),  
 $\sigma$   $1/2$  Typ. e (schwarz),  $1/2$  Typ. f (schwarz).

Nr.	♀ Typ. b	Typ. c	♂ Typ. e	Typ. f
Mr	4	3	21	+ 1 Typ. b
M 69	9	6	21	
	13	9	42	

Das eine Männchen Typ. b in Mr wird durch „Nichtauseinanderweichen“ erklärt (s. später).



Erwartung:  $\circ$   $1/4$  Typ. e (eremita),  $1/4$  Typ. d (düster),  $1/4$  Typ. b (stark gezeichnet),  $1/4$  Typ. a (weiß),  
 $\sigma$   $1/4$  Typ. h (schwarz),  $1/4$  Typ. g (schwarz),  $1/4$  Typ. e (schwarz),  $1/4$  Typ. d (stark gebändert).





Nr.	a) Weibchen					
	Typ. a	Typ. b	Typ. c	Typ. d	Typ. e	Typ. f
P 1	4	8	4	4	6	3
N 11d	—	—	3	4	2	—
	4	8	7	8	8	3

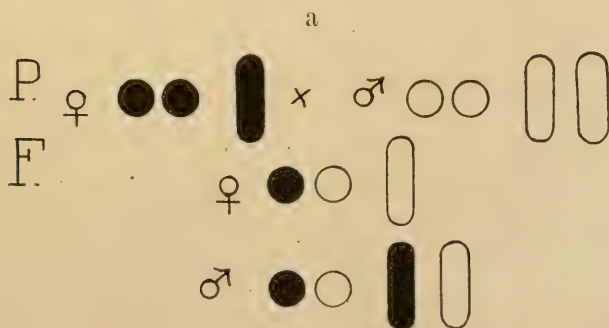
  

	b) Männchen					
	Typ. d	Typ. e	Typ. f	Typ. g	Typ. h	Typ. i
P 1	3	38				
N 11d	2	14				
	5	52				

Nur die Zucht P 1 enthält alle Klassen bei den Weibchen im richtigen Verhältnis, während zu wenig helle Männchen da sind, die selbst wieder dunkler als typisch sind (Pluskombination mit Faktor A). Die andere Zucht ist zu klein, aber ihre Nachkommenschaft zeigt, daß sie in diese Gruppe gehörte.

Weitere Kombinationen dieser Serie fehlen, nämlich Weibchen vom eremita-Typ, gekreuzt mit schwarzen Männchen von den Typen f, g, h, i. Sie sollten alle nur schwarze Männchen ergeben und in keinem Fall hellere Weibchen als Typus d.

F. Weibchen vom atra-Typus f mit den neun Männchensorten gekreuzt.

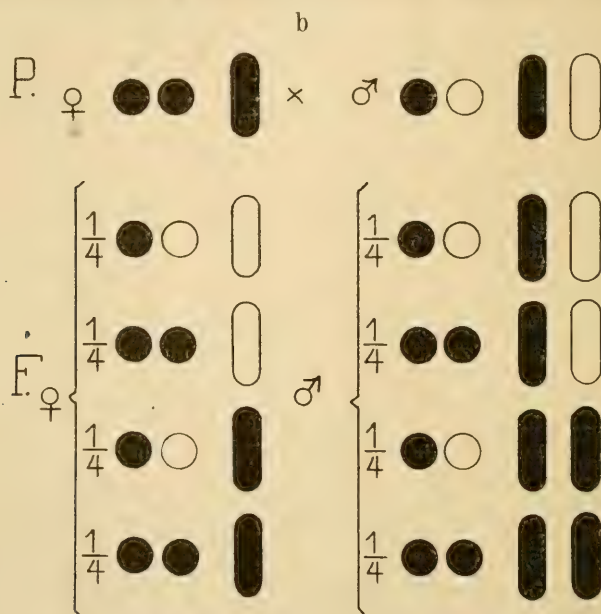


Dies ist der 6. Typus von Übers-Kreuz-Vererbung: schwarze Weibchen  $\times$  weiße Männchen gibt weiße Weibchen (stark gezeichnet, Typ. b) und schwarze Männchen (Typ. e).

Nr.	♀ Typ. b	♂ Typ. e
P 6	23	22 1 eremita ♀, 1 gebändertes ♂.

Erklärung der beiden Ausnahmetiere durch Nichtauseinanderweichen (s. später).

Nur noch eine der Kombinationen wurde erhalten, nämlich:



Erwartung: ♀  $\frac{1}{4}$  Typ. f (atra),  $\frac{1}{4}$  Typ. e (eremita),  $\frac{1}{4}$  Typ. c (gebändert),  $\frac{1}{4}$  Typ. b (stark gezeichnet). ♂  $\frac{1}{4}$  Typ. i,  $\frac{1}{4}$  Typ. h,  $\frac{1}{4}$  Typ. e,  $\frac{1}{4}$  Typ. f } (schwarz).

Auffallend ist die zu geringe Zahl der dunkelsten Weibchen.

Nr.	♀ Typ. b	Typ. c	Typ. e	Typ. f	♂ Typ. e	Typ. f	Typ. h	Typ. i
P 3	4	4	5	5	10			
P 4	6	5	3	—	18			
	10	9	8	5	28			



Die anderen Kombinationen dieser Serie fehlen. Darunter finden sich ein 7., 8. und 9. Typus der Übers-Kreuz-Vererbung, nämlich die Kombinationen mit dem Männchentypus b und c und die reinzüchtende schwarze Kombination mit dem Männchentypus i.

Alles in allem deckt unsere Erklärung soweit die Tatsachen, wenn auch nicht verhehlt werden soll, daß sie nicht in allen Punkten vollständig befriedigt. Sicher ist ein geschlechtsbegrenzter Pigmentierungsfaktor bei weiblicher Heterozygotie vorhanden und sicher auch 1—2 nicht geschlechtsbegrenzte Faktoren, deren Wirkung sich zu der des vorigen addiert. Im einzelnen ist es aber sehr gut möglich, daß noch weitere Komplikationen vorliegen, wie Koppelungen und multipler Allelismus, vielleicht sogar Lethalfaktoren, für die mancherlei Anhaltspunkte vorliegen. Bei der relativ geringen Fruchtbarkeit der Nonne wären zur Klärung noch sehr umfangreiche Arbeiten nötig, die auf Grund der bisherigen Analyse jedenfalls viel einfacher durchzuführen wären als dieser erste Lösungsversuch.

### III. Einzelbesprechung der Stammbäume.

Die beträchtlich verschlungenen Stammbäume der Zuchten sollen nun im einzelnen vorgeführt werden, wobei dann im besonderen der Faktor A zu erwähnen sein wird und eventuelle Schwierigkeiten und Unstimmigkeiten hervorgehoben werden sollen. Zahlreiche, vorher nicht erwähnte Zuchten sollen dabei ihren Platz zugewiesen erhalten. Da die Zuchten nicht von homozygotem Material ausgehen, so können sie auch nicht als P, F<sub>1</sub> usw. bezeichnet werden, sondern werden nur nach Generationen G<sub>1</sub>, G<sub>2</sub> usw. aufgeführt.

#### 1. Stamm.

##### a) Stammbaum.

G<sub>1</sub> 1910. Ausgang der Zucht 10 weiße Weibchen, die in befruchtetem Zustand im Freien in Zeitz von Herrn Wohlfarth bei Licht gefangen waren.

G<sub>2</sub> 1911. Aus den Eiern von G<sub>1</sub> wurde eine Population von etwa 150 Individuen aufgezogen. Sie enthielt ausschließlich „weiße“ Weibchen (d. h. Typ. a, b, c, wie die Analyse der Nachkommen zeigt) und weiße bis grauschwarze Männchen (ebenfalls Typ. a, b, c). Unter den hellen Raupen der Population befanden sich vier schwarze (s. später

das einschlägige Kapitel), welche isoliert wurden. Eine von ihnen ergab ein tiefschwarzes Männchen (Typ. e) und eine ein extrem gebändertes Weibchen (Typ. c +). Über ihren Ursprung und die Beziehung von Raupen- zu Falterfarbe s. später. In gerader Linie wurden aus dieser Population fünf Stämme gezogen, nämlich:

G<sub>3</sub> 1912.

1. N 10 c: ♀ Typ. b × ♂ Typ. b. Erwartung: ♀ a, b, c, ♂ a, b, c.
2. N 10 d:                      desgl.                      desgl.
3. N 10 e: ♀ Typ. a × ♂ Typ. a. Erwartung: ♀ und ♂ a.
4. N 11 p: ♀ Typ. b × ♂ Typ. c. Erwartung: ♀ und ♂ b, c.
5. N 10 a: ♀ Typ. c × ♂ Typ. e (die beiden dunklen Individuen).

Erwartung: ♀ und ♂ b, c, d, e.

G<sub>4</sub> 1913 ist die nächste Inzuchtgeneration innerhalb von vieren dieser Stämme.

Nr. 1 aus N 10 c erhalten: a) Mk ♀ b × ♂ b.

b) M 5 ♀ c × ♂ c.

c) M 60 ♀ e × ♂ b (s. unten).

Nr. 2 aus N 10 d erhalten: a) M 7 ♀ b × ♂ c (? s. unten).

b) M 16 ♀ b × ♂ c (? s. unten).

c) M 17 ♀ b × ♂ c.

d) M 18 ♀ b × ♂ c.

e) M 36 ♀ c × ♂ c.

f) M 46 ♀ a × ♂ b.

g) M 66 ♀ c × ♂ c.

h) M 68 ♀ c × ♂ c.

Nr. 3 aus N 11 p erhalten: a) Mp ♀ b × ♂ b.

b) Ms ? (s. unten).

c) M 2 ♀ c × ♂ c.

d) M 38 ♀ b × ♂ c (? s. unten).

e) M 83 ♀ c × ♂ b.

Nr. 4 aus N 10 a erhalten: a) M 27 ♀ b × ♂ b.

b) M 63 ♀ c × ♂ c.

Nr. 5 aus einer Kreuzung von ♀ N 11 p Typ. c mit ♂ N 10 e

Typ. a erhalten: a) M 34 ♀ c × ♂ a.

In diesem ersten Stamm fehlt also vollständig der geschlechtsbegrenzte Faktor C mit Ausnahme des einen (mutierten) Männchens, dem Vater von N 10 a. Es sind also in allen Zuchten nur einfache Mendelsche Proportionen in bezug auf den Faktor B zu erwarten; wegen

des Aussehens der betreffenden Individuen s. die Beschreibung am Anfang der Arbeit. Dazu kommt noch die Beeinflussung durch den Faktor A.

### b) Die Einzelzuchten.

Im folgenden sind die Einzelzuchten in der Ordnung ihrer Nummernbezeichnung aufgezählt. Aus dem vorhergehenden Stammbaum geht die Abstammung einer jeden hervor.

\*Nr. 1. N 10 a ♀ Typ. c [BB (cX)] × ♂ Typ. e [Bb (CX) (cX)].

Erwartung:

♀ $\frac{1}{4}$ BB (CX) atra,	♂ $\frac{1}{4}$ BB (CX) (cX) schwarz,
$\frac{1}{4}$ Bb (CX) eremita,	$\frac{1}{4}$ Bb (CX) (cX) schwarz,
$\frac{1}{4}$ BB (cX) gebändert,	$\frac{1}{4}$ BB (cX) (cX) grauschwarz,
$\frac{1}{4}$ Bb (cX) stark gezeichnet,	$\frac{1}{4}$ Bb (cX) (cX) grau gebändert.

Nur 3 Weibchen stark gezeichnet, 3 gebändert, 1 eremita, 2 Männchen grauschwarz, 1 Männchen grau gebändert erhalten. Daher ist keine Entscheidung möglich und die Zucht in der allgemeinen Zusammenfassung nicht mit aufgeführt<sup>1)</sup>.

Nr. 2. N 10 c. (In den folgenden Zuchten der Serie fehlt der Faktor (CX), weshalb (cX) beim Weibchen und (cX) (cX) beim Männchen einfach weggelassen sind.)

♀ Typ. b (Bb) × ♂ Typ. b (Bb).

Erwartung: ♀ $\frac{1}{4}$ BB (gebändert),	♂ $\frac{1}{4}$ BB (grauschwarz),
$\frac{1}{2}$ Bb (stark gezeichnet),	$\frac{1}{2}$ Bb (grau gebändert),
$\frac{1}{4}$ bb (weiß),	$\frac{1}{4}$ bb (weiß).

2 Weibchen weiß, 4 Weibchen stark gezeichnet, 1 Weibchen gebändert. Weiße Männchen fehlen, 3 Männchen grau gebändert, 2 Männchen grauschwarz. Die Individuen dieser kleinen Zucht entsprechen der typischen Beschreibung. Für eine Betrachtung des Faktors A sind die Zahlen zu klein. Außerdem ist aber ein Weibchen Typ. e, eremita, vorhanden, wie sein Aussehen, wie auch die Nachzucht (M 60) beweist. Es muß von einer mutierten Geschlechtszelle stammen, ein Fall, der in der gleichen Linie mehrmals angetroffen wird (s. später).

Nr. 3. N 10 d. Wie die vorige. Erhalten 4 weiße, 11 stark gezeichnete, 6 gebänderte Weibchen und 7 weiße, 17 gebänderte, 10 grauschwarze Männchen. Alle Individuen typisch, so daß nichts von einem Faktor A zu bemerken ist.

<sup>1)</sup> Alle mit \* bezeichneten Zuchten sind in der zusammenfassenden Darstellung nicht erwähnt.



Nr. 4. N 10 e. ♀ Typ. a (bb) × ♂ Typ. a (bb). Erwartung nur weiße Tiere. Nur 2 Weibchen, 1 Männchen, alle weiß.

Nr. 5. N 11 p. ♀ Typ. b (Bb) × ♂ Typ. c (BB).

Erwartung: ♀  $\frac{1}{2}$  BB gebändert, | ♂  $\frac{1}{2}$  BB grauschwarz,  
 $\frac{1}{2}$  Bb stark gezeichnet, |  $\frac{1}{2}$  Bb gebändert.

7 stark gezeichnete, 9 gebänderte Weibchen, 8 grauschwarze, 10 gebänderte Männchen. Unter den gebänderten Weibchen findet sich eins, das besonders dunkel ist und als Typ. d (düster) klassifiziert werden sollte. Da aber seine Nachkommenschaft für die Konstitution BB spricht, so ist es wohl ein Plusindividuum dieser Form. Alle grauschwarzen Männchen sind besonders dunkel und die Bb-Männchen sehr variabel, so daß vielleicht eine Rekombination mit dem Faktor A (AA + Aa) vorliegt.

Nr. 6. Mk. ♀ Typ. b (Bb) × ♂ Typ. b (Bb). Erwartung: Wie in Nr. 2. Erhalten: 4 gebänderte, 7 stark gezeichnete, 6 weiße Weibchen, 7 grauschwarze, 7 gebänderte, 4 weiße Männchen. Unter den weißen Weibchen finden sich besonders helle Stücke, ebenso unter den weißen Männchen. Die Männchen Bb und BB gehen so kontinuierlich ineinander über, daß die Zählung ziemlich willkürlich ist. Wir denken deshalb an eine Rekombination mit AA, Aa und aa.

\*Nr. 7. Mp. Wahrscheinlich wie vorige. Erhalten: 2 weiße, 1 stark gezeichnetes, 1 gebändertes Weibchen, 1 weißes, 4 gebänderte, 4 grauschwarze Männchen. Da die Zahlen zu klein sind und die Gruppierung auch nicht völlig sicher ist, fehlt die Zucht in der Zusammenfassung.

\*Nr. 8. Ms. Eine oben nicht aufgeführte, bemerkenswerte Zucht. Die Eltern waren ein Weibchen Bb von N 11 p und ein grauschwarzes Männchen BB, also zu erwarten  $\frac{1}{2}$  BB,  $\frac{1}{2}$  Bb. Erhalten wurden aber 1 weißes Weibchen, 4 stark gezeichnete und 2 Weibchen eremita, also den Faktor (CX) enthaltend, dazu 4 schwarze Männchen, ebenfalls den (CX)-Faktor enthaltend. Da dieser Faktor einesteiis dem ganzen Stamm fehlt, andererseits zwei Jahre vorher bei einem Individuum aufgetreten war, so liegt die Idee nahe, daß der Vater dieser Zucht mutierte Samenzellen produzierte, in denen der Faktor (CX) aufgetreten war. Da die Resultate dieses Stammes sonst recht homogen sind, erscheint mir eine solche Annahme am plausibelsten. Leider liegt keine Nachzucht vor.

Nr. 9. M 2. Weibchen und Männchen Typ. c (BB). Erwartung nur gebänderte Weibchen und grauschwarze Männchen. Erhalten 12 Weibchen, 10 Männchen. Die Weibchen sind alle gebändert, aber

etwa  $\frac{1}{4}$  sind intensiver pigmentiert als der Typus, so daß sie auch als Minustiere des Typus d bezeichnet werden können. Ein weiteres Viertel ist etwas schwächer pigmentiert als typisch. Wir vermuten daher eine Rekombination mit AA, Aa, aa. Ebenso sind einige Männchen schwärzer als typisch und zwei Minusindividuen haben noch weiße Reste auf den Flügeln.

Nr. 10. M 5. Wie die vorigen. 27 Weibchen, 23 Männchen. Die Gesamtzucht ist heller als die vorige. Von den Weibchen sind nur zwei etwas dunkler als der Typus, viele heller und etwa drei könnten auch als Typ b bezeichnet werden. Zum Teil ist diese Verschiedenheit wohl als Modifikation zu beurteilen, da stärkere Stücke (was für Nr. 9 zutrifft) stets intensiver gezeichnet sind. Außerdem dürfte aber der Faktor A als Aa und aa vorhanden sein. Die Männchen sind typisch, aber ziemlich hell grauschwarz. Zwei Minustiere zeigen noch etwas weiß.

\*Nr. 11. M 7. Wahrscheinlich liegt die Kombination BB  $\times$  Bb vor. Erwartung wie bei Nr. 2, aber die Zahlen sind zu klein, außerdem ist die Spaltung nicht sehr typisch. Erhalten 2 gebänderte, 2 stark gezeichnete, 3 weiße Weibchen, 5 grauschwarze Männchen, 7 Männchen, die zwischen graugebändert und grauschwarz stehen, 4 weiße Männchen, die aber nicht ganz rein weiß sind. Hier liegt also eine der noch nicht geklärten Komplikationen vor, für die in erster Linie an multiple Allelomorphe zum Faktor B zu denken wäre. Die Zucht ist deshalb in der Zusammenstellung ausgelassen.

\*Nr. 12. M 16. Zu kleine Zucht. Sollte die Kombination bb  $\times$  BB sein. Erhalten 4 Weibchen, von denen 1 weiß, 3 stark gezeichnet und 2 Männchen von gebändert bis grauschwarz variierend. Nicht in die Zusammenfassung aufgenommen.

Nr. 13. M 17. ♀ Typ b  $\times$  ♂ Typ. c, Bb  $\times$  BB. Erwartung wie in Nr. 5. Erhalten 7 stark gezeichnete, 3 gebänderte Weibchen. 4 gebänderte bis hellgraue, 8 grauschwarze Männchen. Die meisten Männchen sind zu dunkel und die Zahlenverhältnisse stimmen schlecht.

Nr. 14. M 18. Wie vorige. 7 stark gezeichnete, 6 gebänderte Weibchen, 10 gebänderte, 9 grauschwarze Männchen. Unter den Weibchen BB sind zwei besonders dunkle, ebenso einige helle Stücke unter den Weibchen Bb. Da auch bei den Männchen einige ♂♂ BB besonders dunkel sind, und die Männchen Bb sehr variabel, so nehmen wir an, daß auch hier der dritte Faktor als AA, Aa, aa rekombiniert. Die Zahlenverhältnisse stimmen auch, doch ist ihre Beurteilung bei so kleinen Zahlen zu willkürlich, um Wert zu haben.

Nr. 15. M 27. ♀ Bb  $\times$  ♂ Bb. Erwartung wie in Nr. 2. Erhalten 5 weiße, 12 stark gezeichnete, 6 gebänderte Weibchen, 9 weiße, 23 gebänderte, 11 grauschwarze Männchen. Die Spaltung ist in bezug auf die  $\frac{1}{4}$  BB-Individuen einwandfrei, dagegen ist die Differenzierung der beiden Typen Bb und bb nicht so zuverlässig. Auch bei den Männchen sind die weißen Stücke nicht rein weiß, sie zeigen vielmehr sehr intensive Ausprägung der Zeichnung. Die Zucht ist ferner dadurch ausgezeichnet, daß die Männchen BB dunkler sind, als ihrem Typus entsprechen sollte, und daß die gebänderten Männchen Bb völlig gleichartig und typisch sind, während sie sonst meist beträchtliche Fluktuation zeigen. Dies sind noch unverständliche Einzelheiten, die aber zeigen, daß der Fall im ganzen noch viel komplizierter liegt, als die Dreifaktorenanalyse es zeigt.

Nr. 16. M 34. ♀ Typ. c (BB)  $\times$  ♂ Typ. a (bb). Erwartung alle Weibchen stark gezeichnet, alle Männchen gebändert. Erhalten 17 solche Weibchen und 23 Männchen. In beiden Geschlechtern herrscht eine gewisse Fluktuation. Man könnte sagen, daß etwa die Hälfte etwas intensiver pigmentiert ist als typisch, wobei das dunkelste Tier in beiden Geschlechtern an den BB-Typus heranreicht. Wir nehmen deshalb eine Rekombination mit AA und Aa an.

Nr. 17. M 36. ♀ Typ. c  $\times$  ♂ Typ. c (BB  $\times$  BB). Erwartung wie in Nr. 9. Erhalten 9 Weibchen, 13 Männchen. Die Interpretation ist nicht ganz sicher, da 1 Weibchen und 2 Männchen viel zu hell sind, was aber auch eine Modifikation sein könnte.

\*Nr. 18. M 38. Eine in der Zusammenfassung fehlende Zucht, in der, wie in Ms. (Nr. 8) mutierte Geschlechtszellen vorliegen. Der Vater stammt aus der gleichen Zucht N 11 p, in der der (CX)-Faktor fehlte, und sollte die Beschaffenheit BB haben. Die Mutter war Bb. Es wurden auch die erwarteten Klassen BB und Bb erhalten, nämlich 6 Weibchen stark gezeichnet, 4 Weibchen gebändert, 3 Männchen  $\pm$  gebändert, 5 Männchen grauschwarz, dazu aber 1 Weibchen atra, 1 eremita, 2 Männchen samtschwarz. Es müssen also wenigstens vier Samenzellen des Vaters durch Mutation den Faktor (CX) erhalten haben. Es ist dies der dritte Fall im gleichen Stamm,

Nr. 19. M 43. ♀ Typ. c (BB)  $\times$  ♂ Typ. b (Bb). Erwartung wie in Nr. 5. Erhalten 5 stark gezeichnete, 3 gebänderte Weibchen; 3 gebänderte, 3 grauschwarze Männchen. Nichts Besonderes zu bemerken.

Nr. 20. M 46. ♀ Typ. a (bb)  $\times$  ♂ Typ. b (Bb). Erwartung:  $\frac{1}{2}$  weiße ♀ und ♂,  $\frac{1}{2}$  stark gezeichnete Weibchen und gebänderte



Männchen. Erhalten: 7 weiße, 9 stark gezeichnete Weibchen, 10 weiße, 12 gebänderte Männchen. Etwa die Hälfte der Weibchen Bb sind stärker pigmentiert als typisch; unter den weißen Männchen zeichnen sich einige durch Verstärkung der Mittelbinden aus, unter den Männchen Bb ist nur die Hälfte eigentlich gebändert, die übrigen stehen näher an grauschwarz. Wir schließen daher auf Rekombination mit AA und Aa.

Nr. 21. M 60. Mutter ist das mutierte eremita-Weibchen aus Nr. 10 c (s. Nr. 2) [Bb (CX)], Vater ein Männchen Bb. Erwartung:  $\frac{1}{4}$  gebänderte [BB (cX)],  $\frac{2}{4}$  stark gezeichnete [Bb (cX)],  $\frac{1}{4}$  weiße Weibchen [bb (cX)],  $\frac{1}{4}$  schwarze [BB (CX) (cX)],  $\frac{2}{4}$  ziemlich schwarze [Bb (CX) (cX)],  $\frac{1}{4}$  stark gebänderte Männchen [bb (CX) (cX)]. Erhalten: ♀ 3 : 7 : 10, ♂ 8 : 7 : 2. Es fällt auf, daß zu viele weiße Weibchen vorhanden sind; da sie alle besonders hell sind, fehlt dafür eine Erklärung. Unter den Männchen sind die mit der Formel Bb (CX) (cX) nicht wie gewöhnlich schwarz, sondern zeigen noch etwas weiß auf tief-schwarzem Grund; dies kommt auch sonst vor. Die Männchen bb (CX) (cX) sind nicht typisch stark gebändert, sondern haben weiße Vorderflügel mit tiefschwarzen Binden bei düsteren Hinterflügeln. Auch dieser Typus wird häufig angetroffen. Ob er nun eine physiologische Modifikation ist, oder ob es zwei Zustände des Faktors (CX) gibt, die dafür verantwortlich sind, ist unbekannt.

Nr. 22. M 63. ♀ Typ. c (BB) × ♂ Typ. c (BB). Erwartung wie Nr. 9. Typisches Resultat, nämlich 10 gebänderte Weibchen und 9 grauschwarze Männchen. Unter den Weibchen sind zwei Minusindividuen, die auch zu Typ. b gezählt werden könnten.

Nr. 23. M 66. Wie die vorhergehende, kleine, aber typische Zucht mit 7 gebänderten Weibchen und 2 grauschwarzen Männchen.

Nr. 24. M 68. Wie die vorhergehende. Kleine Zucht mit je zwei typischen Individuen.

## 2. Stamm.

### a) Stammbaum.

G<sub>1</sub>, 1910. Ausgang der Zucht 4 „graue“ und 1 „schwarzes“ Freilandweibchen, von Petraschk, Dresden gefangen (also eremita, oder eremita und atra-Typ.).

G<sub>2</sub>, 1911. Daraus wurde eine Population aufgezogen, die die verschiedensten Typen enthielt. Daraus wurden in gerader Linie fünf Stämme gezogen, nämlich:

- G<sub>3</sub>, 1912. 1. N 11 a ♀ Typ. e × ♂ Typ. b,  
 2. N 11 b ♀ Typ. e × ♂ Typ. c (? s. unten),  
 3. N 11 d ♀ Typ. e × ♂ Typ. e,  
 4. N 11 e ♀ Typ. e × ♂ Typ. d (e, f ?) s. unten,  
 5. N 11 n ♀ Typ. a × ♂ Typ. d (? s. unten).

G<sub>4</sub>. Ist die nächste Inzuchtgeneration innerhalb drei dieser Stämme.

Aus N 11 a erhalten:

- a) M a ♀ Typ. b × ♂ Typ. e,
- b) M g ♀ Typ. b × ♂ Typ. e (? s. unten),
- c) M u ♀ Typ. b × ♂ Typ. d, e, f (? s. unten),
- d) M v ♀ Typ. a × ♂ Typ. d (? s. unten),
- e) M w ♀ Typ. b × ♂ Typ. e (? s. unten),
- f) M z ♀ Typ. b × ♂ Typ. d,
- g) M l ♀ Typ. a × ♂ Typ. e (s. unten),
- h) M 14 ♀ Typ. a × ♂ Typ. e (? s. unten),
- i) M 73 ?.

Aus N 11 d erhalten:

- a) M r ♀ Typ. e × ♂ Typ. c (? s. unten),
- b) M 4 ♀ Typ. b × ♂ Typ. g,
- c) M 44 ♀ Typ. e × ♂ Typ. d.

Aus N 11 n erhalten:

- a) M 54 ♀ Typ. b × ♂ Typ. c,
- b) M 85.

Ferner aus der Verbindung von N 11 a mit N 11 n:

- a) M 31 ♀ N 11 a Typ. b × ♂ N 11 n Typ. d.

#### b) Einzelbesprechung.

Nr. 25. N 11 a, ♀ Typ. e (eremita) [Bb (CX)] × ♂ Typ. b [Bb (cX) (cX)] (stark gezeichnet). Erwartung:  $\frac{1}{4}$  weiße,  $\frac{1}{2}$  stark gezeichnete,  $\frac{1}{4}$  gebänderte Weibchen,  $\frac{1}{4}$  stark gebänderte,  $\frac{3}{4}$  schwarze Männchen. Erhalten 6 Weibchen Typ. a, 9 Typ. b, 4 Typ. c, 26 schwarze und fast schwarze Männchen, die nicht zu klassifizieren sind. Typ. d wäre also zu dunkel, was nicht recht stimmt: aber ihre Nachkommen zeigen diese genetische Konstitution auf.

\*Nr. 26. N 11 b, ♀ Typ. e [Bb (CX)] × ♂ Typ. c [BB (cX) (cX)]. Erwartung:  $\frac{1}{2}$  gebänderte,  $\frac{1}{2}$  stark gezeichnete Weibchen, nur schwarze Männchen. Zur Entscheidung ist die Zucht zu klein, nämlich: 1 gebändertes, 2 stark gezeichnete Weibchen, 11 schwarze und fast schwarze Männchen.

Nr. 27. N 11 d. ♀ Typ. e [Bb (CX)] × ♂ Typ. e [Bb (CX) (cX)]. Erwartung;  $\frac{1}{8}$  weiße,  $\frac{2}{8}$  stark gezeichnete,  $\frac{1}{8}$  gebänderte,  $\frac{1}{8}$  düstere,  $\frac{2}{8}$  eremita,  $\frac{1}{8}$  atra-Weibchen,  $\frac{1}{8}$  stark gebänderte,  $\frac{7}{8}$  schwarze Männchen. Die Zahl der Weibchen ist zu gering, um alle Klassen zu zeigen. Erhalten 3 Weibchen Typ. c, 4 Typ. d, 2 Typ. e, ferner 2 Männchen Typ. d, 14 schwarze Männchen, unter denen auf Grund der Nachkommenschaft die Typen d, e, g vertreten sind.

\*Nr. 28. N 11 e. ♀ Typ. e [Bb (CX)] × ♂ Typ. d, e oder f. Es ist wegen zu kleiner Zahlen nicht zu entscheiden. Erhalten nur 4 Weibchen Typ. b, 1 Typ. e, 2 schwarze Männchen.

Nr. 29. N 11 n. Phänotypisch ist die Mutter Typ. a (bb), der Vater weiß bb. Das Resultat aber zeigt deutlich die Anwesenheit des Faktors (CX) und das trifft auch für die Enkelgeneration zu. Es bleibt also nur die Annahme übrig, daß in den Samenzellen des Männchens eine Mutation eingetreten war, die es aus bb (cX) (cX), also Typ a. in bb (CX) (cX), also Typ. d verwandelte. Dann ist die Erwartung  $\frac{1}{2}$  ♀ Typ. d [bb (CX)],  $\frac{1}{2}$  Typ. a [bb (cX)],  $\frac{1}{2}$  ♂ d (bb (CX) (cX)],  $\frac{1}{2}$  ♂ Typ. a [bb (cX) (cX)]. Erhalten 3 weiße, 2 düstere Weibchen, 5 weiße, 6 stark gebänderte bis fast schwarze Männchen.

Nr. 30. Ma. ♀ Typ. b [Bb (cX)] × ♂ Typ. e [Bb (CX) (cX)]. Erwartung:  $\frac{1}{8}$  weiße,  $\frac{2}{8}$  stark gezeichnete,  $\frac{1}{8}$  gebänderte,  $\frac{1}{8}$  düstere,  $\frac{2}{8}$  eremita,  $\frac{1}{8}$  atra Weibchen;  $\frac{1}{8}$  weiße,  $\frac{2}{8}$  gebänderte,  $\frac{1}{8}$  grauschwarze,  $\frac{1}{8}$  stark gebänderte,  $\frac{3}{8}$  schwarze Männchen. Erhalten: Weibchen 2 a, 7 b, 2 c, 4 d, 4 e, 4 f; Männchen 4 b, 4 c, 6 d, 7 e, 4 f. Es wurde bereits oben darauf hingewiesen, daß bei dieser Spaltung, die alle weiblichen Typen von weiß bis schwarz enthält, die Klassifizierung nicht völlig einwandfrei sein kann. Die Tatsache des Erscheinens aller Typen ist daher höher zu werten als die Zahlenverhältnisse. Es fehlen vollständig die  $\frac{1}{8}$  weiße Männchen wie auch in anderen analogen Fällen. Es steht nicht fest, woran dies liegt. Man könnte an Beteiligung von Lethalfaktoren denken; oder an größere Empfindlichkeit der rein rezessiven Männchen. Auch Bowater wies schon darauf hin, daß in solchen Kreuzungen mit melanistischen Formen die Zahlen der Rezessiven oft zu gering sind.

\*Nr. 31. Mg. Wahrscheinlich die gleiche Kombination wie die vorhergehende, aber die Zahlen sind zu klein, um alle Klassen zu enthalten. Bemerkenswert ist, daß wieder gerade die weißen Individuen, diesmal in beiden Geschlechtern, fehlen. Erhalten: Weibchen 0 Typ. a,



3 Typ. b, 1 Typ. c, 2 Typ. d, 2 Typ. e, 0 Typ. f; Männchen: 0 Typ. a, 3 Typ. b, 2 Typ. c, 3 Typ. d, 2 Typ. e, f.

Nr. 32. Mr. Diese sollte die Kombination von ♀ Typ. e [Bb (CX)] mit Männchen Typ. c [BB (cX) (cX)] sein. Erwartet ♀  $\frac{1}{2}$  gebändert,  $\frac{1}{2}$  stark gezeichnet; erhalten 4 gebänderte, 3 stark gezeichnete; erwartet ♂  $\frac{1}{2}$  schwarz,  $\frac{1}{2}$  schwarz und fast schwarz. Erhalten 10 schwarze, 6 fast schwarze, 2 fast grauschwarze, 1 gebändertes. Wenn man auch die beiden fast grauschwarzen Männchen als schlecht angefärbte Modifikationen auffassen kann, da tatsächlich Kümmerindividuen der schwarzen Klassen oft mausgrau aussehen, so bleibt doch das eine Männchen Typ b unerklärt. Es könnte sich vielleicht um den mehrfach beobachteten Fall von „Nichtauseinanderweichen“ handeln (s. später).

\*Nr. 33. Mu. ♀ stark gezeichnet × ♂ schwarz. Kann ein Weibchen Typ. b mit einem Männchen d, e oder f sein. Entscheidung wegen zu kleiner Zahlen nicht möglich. Erhalten: 2 Weibchen Typ. b, 1 Weibchen Typ. c, 1 Weibchen Typ. c oder d. 3 schwarze, 1 fast schwarzes und ein fast grauschwarzes Männchen.

\*Nr. 34. Mv. Dies ist eine der vollständig unverständlichen Zuchten, die zeigen, daß die Interpretation in irgend einem Punkt zu ändern ist. Die Mutter war weiß Typ. a, der Vater schwarz. Die Weibchen erscheinen als 6 Typ. d und 7 Typ. b  $\pm$ , ein Resultat, das bei Kreuzung von Weibchen a mit Männchen d zu erwarten ist. Die Männchen sind 3 schwarze, 2 stark gebänderte, 4 schwach gebänderte. Bei dieser Interpretation werden aber  $\frac{1}{2}$  stark gebänderte,  $\frac{1}{2}$  weiße erwartet. Es ist nur denkbar, daß die gleiche Komplikation vorliegt, die so oft die weißen Männchen fehlen läßt. Aber auch die 3 schwarzen Männchen können nur mit einer gewissen Willkür als Plusindividuen vom Typus d bezeichnet werden.

\*Nr. 35. Mw. Mutter im Typ. b, der Vater „schwarz“, kann Typ. d—f sein. Die Zahlen sind zur Entscheidung zu klein. Nämlich erhalten: 2 stark gezeichnete, 1 gebändertes Weibchen, 3 fast schwarze Männchen, 2 stark gebänderte. Der Vater dürfte wohl demnach Typ e gewesen sein.

Nr. 36. Mz. ♀ Typ b [Bb (cX)] × ♂ Typ d [bb (CX) (cX)]. Erwartung:  $\frac{1}{4}$  weiße,  $\frac{1}{4}$  stark gezeichnete,  $\frac{1}{4}$  düstere,  $\frac{1}{4}$  eremita-Weibchen;  $\frac{1}{4}$  weiße,  $\frac{1}{4}$  schwach gebänderte,  $\frac{1}{4}$  stark gebänderte,  $\frac{1}{4}$  schwarze ♂. Erhalten: Weibchen: 2 Typ. a, 3 Typ. b, 3 Typ. d, 2 Typ. e. Männchen: 1 Typ. a, 4 Typ. b, 5 Typ. d, 3 Typ. e. Die eremita-Weibchen sind aber heller als typisch (vielleicht die Kom-

bination aa?), die schwarzen Männchen Typ. e sind nicht völlig schwarz, was aber häufig beobachtet wird, und die Gruppe der weißen Männchen ist wiederum zu klein.

Nr. 37. M 1. Eine Zucht, die als Weibchen Typ. a [bb (cX)]  $\times$  ♂ Typ. e [Bb (CX) (cX)] klassifiziert wurde. Wie bei anderen Zuchten dieser Serie ist aber die Lösung nicht ganz befriedigend. Erwartung die gleiche wie bei Nr. 36. Wie dort sind die eremita-Weibchen zu hell; übrigens war die Großmutter dieser Zucht auch ein besonders helles eremita-Weibchen. Wenn nicht eine Kombination mit dem Faktor aa vorliegt, kann hier wie in anderen Fällen auch an ein multiples Allelomorph zu (CX) gedacht werden, das geringere Pigmentierungswirkung wie üblich bewirkt. Auch die Weibchen vom Typ. d sind zu hell. Unter den Männchen fehlen wieder vollständig die weißen rein rezessiven und die übrigen sind so variabel, daß die in der zusammenfassenden Darstellung gegebene Klassifizierung nicht von Willkür frei ist. Wir klassifizieren die Zucht in 7 weiße, 8 stark gezeichnete, 5 düstere, 5 eremita-Weibchen, 14 schwach gebänderte, 10 stark gebänderte, 12 fast schwarze Männchen.

Nr. 38. M 4. Weibchen Typ. b [Bb (cX)]  $\times$  schwarzes ♂, wahrscheinlich Typ. g [bb (CX) (CX)]. Unter dieser Annahme ist die Erwartung  $\frac{1}{2}$  eremita,  $\frac{1}{2}$  düstere Weibchen,  $\frac{1}{2}$  schwarze,  $\frac{1}{2}$  stark gebänderte Männchen. Die Weibchen stimmen zu dieser Annahme (8 eremita, 10 düstere), wenn auch in beiden Gruppen beträchtliche Variation nach der dunkeln Seite vorliegt (zwei Weibchen sind atra). Die Hälfte der Männchen ist aber statt breit gebändert, eher grauschwarz, was wieder schlecht verständlich ist.

\*Nr. 39. M 14. Wurde früher nicht erwähnt, da die Zahl der Weibchen zu klein ist, um eine sichere Einordnung zu gestatten. Weibchen Typ. a [bb (cX)]  $\times$  ♂ d, e oder f. Wahrscheinlich lag ein Männchen e vor, aber unter den erhaltenen 6 Weibchen fehlt der eremita-Typ. Erwartet dann: Weibchen  $\frac{1}{4}$  eremita,  $\frac{1}{4}$  düster,  $\frac{1}{4}$  stark gezeichnet,  $\frac{1}{4}$  weiß. Erhalten: 2 düster, 3 stark gezeichnet, 1 weiß. Erwartet: ♂  $\frac{1}{4}$  schwarz,  $\frac{1}{4}$  stark gebändert,  $\frac{1}{4}$  schwach gebändert,  $\frac{1}{4}$  weiß. Erhalten: 8 schwarze, 6 stark gebänderte, 6 schwach gebänderte, 4 weiße. Die letzteren sind aber nicht rein weiß, sondern in den Mittelbinden leicht pigmentiert, wie es für bb ♂ der Fall ist, bei denen Rekombination mit AA vorliegt.

Nr. 40. M 31. Mutter ein Weibchen Typ. b aus N 11 a [Bb (cX)], Vater ein Männchen Typ. d aus N 11 n [bb (CX) (cX)]. Erwartung:

Weibchen  $\frac{1}{4}$  eremita,  $\frac{1}{4}$  düster,  $\frac{1}{4}$  stark gezeichnet,  $\frac{1}{4}$  weiß. Erhalten: Männchen  $\frac{1}{4}$  schwarz,  $\frac{1}{4}$  stark gebändert,  $\frac{1}{4}$  gebändert,  $\frac{1}{4}$  weiß. Wie so häufig stimmen die Zahlen der Männchen schlecht. Nur ein weißes Individuum ist vorhanden, wie ja diese Klasse mit Vorliebe zu klein ist; die 8 gebänderten Individuen neigen stark nach grauschwarz, ebenso ist von der Gruppe der breitgebänderten nur eine kleine Zahl die typische, während die meisten fast schwarz sind, im ganzen 16, dazu 14 schwarze. Bei den Männchen haben wir somit eine starke Verschiebung der Klassen nach der dunkeln Seite; da dies sowohl für die hellen Klassen der Weibchen wie auch für die Klasse Typ. d zutrifft, so haben wir hier vielleicht die Rekombination mit AA vor uns.

Nr. 41. M 44. Weibchen Typ. e [Bb (CX)]  $\times$  ♂ Typ. d [bb (CX) (cX)]. Erwartung: Weibchen  $\frac{1}{4}$  eremita,  $\frac{1}{4}$  düster,  $\frac{1}{4}$  stark gezeichnet,  $\frac{1}{4}$  weiß. Männchen  $\frac{3}{4}$  schwarz,  $\frac{1}{4}$  stark gebändert. Erhalten: Weibchen Typ. e 4, Typ. d 4, Typ. b 8, Typ. a 3. Männchen 14 schwarze, 4 stark gebänderte. Die eremita-Weibchen gehören der hellsten Variationsklasse an, die stark gebänderten Männchen haben kaum noch weiß zwischen den Binden. Es liegt wohl noch eine unbekannte Komplikation vor.

Nr. 42. M 54. Weibchen Typ. a [bb (cX)]  $\times$  ♂ Typ. d [bb (CX) (cX)]. Erwartung wie in Nr. 29. Erhalten: 7 düstere, 5 weiße Weibchen, 2 stark gebänderte, 2 weiße, aber sehr intensiv gezeichnete Männchen.

\*Nr. 43. M 73. Aus N 11 a, zu kleine Zucht, um eine Analyse zu ermöglichen; nur 4 Männchen, 1 Weibchen erhalten.

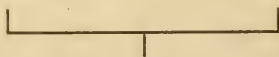
\*Nr. 44. M 85. Dgl., da nur Männchen schlüpften.

### 3. Stamm.

#### a) Stammbaum.

Dieser Stamm stellt eine Kombination des 1. und 2. Stammes dar, nämlich:

G <sub>1</sub> wie beim 1. Stamm,	G <sub>1</sub> wie beim 2. Stamm,
G <sub>2</sub> wie beim 1. Stamm,	G <sub>2</sub> wie beim 2. Stamm.



G<sub>3</sub> erhalten aus Kreuzung von Individuen beider Stämme, nämlich:

- a) N 11 i ♀ Typ. c  $\times$  ♂ Typ. b,
- b) N 11 l ♀ Typ. a  $\times$  ♂ Typ. b,
- c) N 11 m ♀ Typ. b  $\times$  ♂ Typ. b und ♀ Typ. d  $\times$  ♂ Typ. b (? s. unten) bei Nr. 69,



d) N 11 o ♀ Typ. b × ♂ Typ. c,

e) N 11 s?

G<sub>4</sub> hieraus meist in der geraden Linie (Inzucht), teils auch durch Kombination zwischen den Stämmen G<sub>3</sub>. Nämlich:

a) G<sub>4</sub> aus N 11 i

1. M h Weibchen Typ. b × Männchen Typ. c.
2. M 11 Weibchen Typ. b × Männchen Typ. c.

b) G<sub>4</sub> aus N 11 l

1. M b Weibchen Typ. b × Männchen Typ. b.
2. M c Weibchen Typ. b × Männchen Typ. a.
3. M d Weibchen Typ. a × Männchen Typ. a.
4. M e Weibchen Typ. a × Männchen Typ. b.
5. M f Weibchen Typ. a × Männchen Typ. a.
6. M i Weibchen Typ. b × Männchen Typ. b.
7. M m Weibchen Typ. a × Männchen Typ. b.
8. M o Weibchen Typ. a × Männchen Typ. a.
9. M y Weibchen Typ. b × Männchen Typ. b.
10. M 57 Weibchen Typ. a × Männchen Typ. a.

c) G<sub>4</sub> aus N 11 m

1. M l Weibchen Typ. b × Männchen Typ. e.
2. M n Weibchen Typ. b × Männchen Typ. c.
3. M x Weibchen Typ. a × Männchen Typ. e.
4. M 15 Weibchen Typ. a × Männchen Typ. e.
5. M 22 Weibchen Typ. b × Männchen Typ. b.
6. M 23 Weibchen Typ. b × Männchen Typ. c.
7. M 40 Weibchen Typ. a × Männchen Typ. f.
8. M 42 Weibchen Typ. b × Männchen Typ. c.
9. M 61 Weibchen Typ. a × Männchen Typ. b.
10. M 71 Weibchen Typ. b × Männchen Typ. c.

d) G<sub>4</sub> aus N 11 o

1. M 26 Weibchen Typ. a × Männchen Typ. c.
2. M 56 Weibchen Typ. a × Männchen Typ. c.

e) G<sub>4</sub> aus N 11 l × N 11 m

1. M 21 Weibchen Typ. a × Männchen Typ. a.

f) G<sub>4</sub> aus N 11 m × N 11 o

1. M 48 Weibchen Typ. a × Männchen Typ. c.
2. M 49 Weibchen Typ. b × Männchen Typ. c.
3. M 50 Weibchen Typ. a und b × Männchen Typ. c.

h)  $G_4$  aus  $N\ 11\ m \times N\ 11\ s$

1. M 75 Weibchen Typ. a  $\times$  Männchen Typ. e (?).

$G_5$  wurde nur aus  $G_4$ , e 1 (M 21) gewonnen, nämlich:

1. P 7 Weibchen Typ. a  $\times$  Männchen Typ. a.

#### b) Einzelzuchten.

Nr. 45.  $N\ 11\ i$ . Weibchen Typ. c (BB)  $\times$  Männchen Typ. b (Bb). Erhalten 3 stark gezeichnete, 1 gebändertes Weibchen, 2 gebänderte, 1 grauschwarzes Männchen. Zu kleine Zahlen, um sicher zu gehen.

Nr. 46.  $N\ 11\ l$ . Weibchen Typ. a (bb)  $\times$  ♂ Typ. b (Bb). Erhalten nach Erwartung 39 weiße, 20 stark gezeichnete Weibchen, 19 weiße, 33 gebänderte Männchen. Die gebänderten Männchen (Bb) gehören fast alle dem hellsten Typus an, so daß es wohl möglich ist, daß eine Anzahl bb-Tiere als gebändert gezählt wurden. Ebenso sind vielleicht einige der weißen Weibchen Minustiere der gebänderten Gruppe. Vielleicht liegt Rekombination mit Aa, aa vor?

\*Nr. 47.  $N\ 11\ m$ . Als Eltern dieser Zucht dienten mehrere Pärchen und zwar nur Männchen Typ. b, die Weibchen sollten auch Typ. b sein, aus jetzt nicht mehr aufzuklärenden Gründen findet sich aber auch ein Weibchen Typ. d dabei. Die Zucht ist somit ein Gemisch von Weibchen  $Bb \times$  Männchen  $Bb$  und Weibchen  $bb$  (CX)  $\times$  Männchen  $Bb$ . Erstere Kombination ergibt in beiden Geschlechtern  $BB : 2\ Bb : bb$ , die letztere aber  $\frac{1}{2}$  Weibchen  $Bb$ ,  $\frac{1}{2}$  Weibchen  $bb$ ,  $\frac{1}{2}$  Männchen  $Bb$ ,  $\frac{1}{2}$  Männchen  $bb$  (CX) (cX). Es sind somit in dieser Mischzucht zu erwarten weiße, gebänderte und stark gezeichnete Weibchen, weiße, gebänderte, stark gebänderte, grauschwarze und schwarze Männchen. Die Nachzucht enthält Weibchen vom Typ. a, b, c und Männchen vom Typ. b, c, e. Es wurden erhalten: 7 gebänderte, 16 weiße, 21 stark gezeichnete Weibchen; 3 weiße, 7 gebänderte, 3 stark gebänderte, 10 grauschwarze, 3 schwarze Männchen.

Nr. 48.  $N\ 11\ o$ . Weibchen Typ. b (Bb)  $\times$  Männchen Typ. c (BB). Erhalten nach Erwartung: 7 stark gezeichnete, 3 gebänderte Weibchen, 6 gebänderte, 8 grauschwarze Männchen. Die gebänderten Männchen sind relativ stark pigmentiert, die gebänderten Weibchen relativ schwach, wofür eine Erklärung fehlt.

\*Nr. 49.  $N\ 11\ s$ . Nur 3 Individuen erhalten, von denen ein schwarzes Männchen sich als Typ. e erweist. Die Mutter war vom Typ. d, der Vater schwarz.

Nr. 50. Mb. Weibchen Typ. b (Bb)  $\times$  Männchen Typ. b (Bb). Erwartung:  $\frac{1}{4}$  Typ. a,  $\frac{1}{2}$  Typ. b,  $\frac{1}{4}$  Typ. c. Erhalten: 3 gebänderte, 5 stark gezeichnete, 2 weiße Weibchen, 3 schwarzgraue, 8 gebänderte, 3 weiße Männchen. Die Hälfte der gebänderten Männchen ist intensiver pigmentiert, vielleicht nur eine Modifikation.

Nr. 51. Mc. Weibchen Typ. b (Bb)  $\times$  Männchen Typ. a (bb). Erhalten: 18 weiße, 12 stark gezeichnete Weibchen, 5 weiße, 5 gebänderte Männchen. Sehr typische Zucht nach Erwartung.

Nr. 52. Md. Beide Eltern weiß, 12 weiße Weibchen, 17 weiße Männchen, typische Zucht, aber in beiden Geschlechtern ist die Hälfte der Tiere etwas stärker gezeichnet als die andern, vielleicht eine Rekombination mit Aa und aa.

Nr. 53. Me. Weißes Weibchen (bb)  $\times$  gebändertes Männchen (Bb). Nach Erwartung erhalten: 6 weiße, 6 stark gezeichnete Weibchen, 3 weiße, 5 gebänderte Männchen. In allen vier Gruppen hellere und dunklere Stücke; zwei der stark gezeichneten Weibchen könnten schon gebändert genannt werden; also wahrscheinlich Rekombination mit AA und Aa.

Nr. 54. Mf. Beide Eltern weiß (bb). Erhalten: 7 weiße Weibchen, 13 weiße Männchen, alle gleichmäßig kräftig gezeichnet. (Aa?).

\*Nr. 55. Mh. Weibchen Typ. b  $\times$  Männchen Typ. c. Nur 2 Weibchen Typ. c und 1 Männchen Typ. c erhalten.

\*Nr. 56. Mi. Weibchen Typ. b  $\times$  Männchen Typ. b. Gar keine Weibchen erhalten, aber die Männchen nach Erwartung, nämlich 3 weiße, 4 gebänderte, 2 grauschwarze.

Nr. 57. Ml. Weibchen Typ. b [Bb (cX)]  $\times$  Männchen Typ. e [Bb (CX) (cX)]. Erwartet: Weibchen und Männchen Typ. a—f im Verhältnis von 1:2:1:1:2:1. Erhalten Weibchen: 2 weiße, 5 stark gezeichnete, 3 gebänderte, 2 düstere, 3 eremita, 1 atra. Männchen: 2 weiße, 7 gebänderte, 5 grauschwarze, 4 stark gebänderte, 13 schwarze (Typ. e—f). Es wurde schon mehrfach darauf hingewiesen, wie schwierig die Klassifizierung bei dieser Spaltung ist, die eine kontinuierliche Serie von schwarz nach weiß zeigt. Auffallend ist wieder die zu geringe Zahl weißer Männchen.

\*Nr. 58. Mm. Weibchen Typ. a  $\times$  Männchen Typ. b. Nur 2 Weibchen Typ. b erhalten.

Nr. 59. Mn. Weibchen Typ. b (Bb)  $\times$  Männchen Typ. c (BB). Nach Erwartung erhalten: 7 stark gezeichnete, 10 gebänderte Weibchen, 5 gebänderte, 6 grauschwarze Männchen. Die gebänderten Weibchen



sind meist besonders dunkel durch Übertreten des Pigments in die weißen Zwischenräume. Ebenso sind die gebänderten Männchen alle intensiv pigmentiert; es dürfte also wohl Rekombination mit AA vorliegen.

Nr. 60. Mo. Weibchen Typ. a  $\times$  Männchen Typ. a (bb). Sollten nur weiße Nachkommen sein. Unter den 15 weißen Weibchen ist ein stark gezeichnetes, bei den Männchen sind außer 16 weißen 3 leicht gebänderte vorhanden. Wir nehmen an, daß eine Rekombination mit AA, Aa, aa vorliegt und daß die bb AA-Männchen fast wie Bb-Männchen aussehen, nämlich schwach gebändert.

Nr. 61. Mx. Weißes Weibchen [bb (cX)]  $\times$  schwarzes Männchen [Bb (CX) (cX)]. Erwartung Weibchen:  $\frac{1}{4}$  eremita,  $\frac{1}{4}$  düster,  $\frac{1}{4}$  stark gezeichnet,  $\frac{1}{4}$  weiß. Erhalten Weibchen: 1 eremita, 2 düster, 4 stark gezeichnet, 3 weiß. Männchen: 3 schwarz, 2 stark gebändert, 4 gebändert, 3 weiß. Diese Einteilung ist nicht völlig einwandfrei, da hier einer der vielen Fälle vorliegt, in denen die Klassen schlecht zu unterscheiden sind. Die beiden Weibchen Typ. d sind eigentlich zu hell und die Weibchen Typ. a und b lassen sich kaum auseinanderhalten. Die Männchen sind dafür (meist ist es umgekehrt) leicht zu unterscheiden, nur sind die Männchen Typ. b mehr diffus grau als gebändert.

Nr. 62. My. Weibchen Typ. b (Bb)  $\times$  Männchen Typ. b (Bb). Erhalten: 2 weiße, 3 stark gezeichnete, 3 gebänderte Weibchen, 3 weiße, 5 gebänderte, 3 fast grauschwarze Männchen, was in Anbetracht der kleinen Zahlen der Erwartung nahe kommt. Die Männchen Typ. c haben noch etwas mehr weiß als typisch.

Nr. 63. M 11. Weibchen Typ. b (Bb)  $\times$  Männchen Typ. c (BB). Erhalten: 6 gebänderte, 7 stark gezeichnete Weibchen, 5 grauschwarze, 7 gebänderte Männchen. Die gebänderten Weibchen haben relativ wenig Pigment zwischen den Mittelbinden. Im übrigen ist diese Zucht ein Beispiel für die Wirkung der Modifikation (? s. später bei der Biologie des Falls). Alle Tiere beider Geschlechter sind besonders große, kräftige Stücke und Hand in Hand damit geht eine viel intensivere Pigmentierung. So erscheinen die Vorderflügel der Männchen b so intensiv gefärbt, wie es für Typ. d charakteristisch ist, aber die Hinterflügel behalten ihren hellen Charakter; das entsprechende gilt für die Männchen Typ. c mit geradezu schwarzen Vorderflügeln.

Nr. 64. M 15. Weibchen Typ. a [bb (cX)]  $\times$  Männchen Typ. e [Bb (CX) (cX)]. Erwartung wie in Nr. 61. Erhalten Weibchen: 3 weiße, 4 stark gezeichnete, 5 düstere, 4 eremita. Männchen: 4 weiße, 8 gebänderte, 6 stark gebänderte, 4 schwarze. Jede Gruppe dieser

Zucht zeigt eine hohe Variabilität. Unter den eremita-Weibchen ist eines völlig schwarz, unter den Weibchen Typ. d sind 2 mit den charakteristischen dunkeln Hinterflügeln, aber die Vorderflügel sind zu hell. Ebenso sind 2 der stark gezeichneten Weibchen zu hell, bei den Männchen vom Typ. a und b variiert die Farbe der Hinterflügel beträchtlich. Jedenfalls liegt hier eine weitere, noch ungelöste Komplikation vor.

Nr. 65. M 21. Beide Eltern weiß (bb). Alle Nachkommen (22 Weibchen, 27 Männchen) weiß. Die leichte Variation der Zeichnungsintensität ist wohl nur eine Modifikation.

Nr. 66. M 22. Weibchen Typ. b (Bb)  $\times$  Männchen Typ. b (Bb). Nach Erwartung erhalten: 4 weiße, 8 stark gezeichnete, 3 gebänderte Weibchen, 5 weiße, 8 gebänderte, 4 grauschwarze Männchen. Alle typisch.

Nr. 67. M 23. Weibchen Typ. b (Bb)  $\times$  Männchen Typ. c (BB). Erhalten: 13 stark gezeichnete, 6 gebänderte Weibchen, 4 gebänderte, 7 grauschwarze Männchen. Die Intensität der Pigmentierung ist sehr variabel. So ist das hellste Männchen Typ. b fast weiß, das dunkelste fast stark gebändert. Ob Modifikation oder Rekombination mit dem Faktor A vorliegt, ist nicht zu entscheiden.

Nr. 68. M 26. Weibchen Typ. a (bb)  $\times$  Männchen Typ. c (BB). Nach Erwartung erhalten nur stark gezeichnete Weibchen (5) und gebänderte Männchen (11). Zwei der Männchen fluktuieren fast bis grauschwarz.

Nr. 69. M 40. Weibchen Typ. a [bb (cX)]  $\times$  Männchen Typ. f [BB (cX) (CX)]. Erwartung: Weibchen  $\frac{1}{2}$  Typ. b,  $\frac{1}{2}$  Typ. e; Männchen:  $\frac{1}{2}$  Typ. b,  $\frac{1}{2}$  Typ. e. Erhalten: 5 stark gezeichnete, 4 eremita-Weibchen, 3 gebänderte, 2 schwarze Männchen. Die Spaltung ist so typisch, daß keine andere Interpretation möglich erscheint. Nun sollten in der Elternzucht N 11 m keine schwarzen Männchen vom Typ. f sein, wenn es richtig ist, daß das großelterliche Weibchen dem Typ. d angehörte (s. Stammbaum). Es bleibt also nur die Erklärung, daß die genetische Konstitution jenes Weibchens dem Typ. e entsprach; da phänotypisch Plusindividuen von Typ. d und Minusindividuen von Typ. e ineinander übergehen, so ist dies denkbar. Da aber nur diese eine Zucht mit einem Männchen Typ. f vorkommt, so lassen wir die Entscheidung dahingestellt.

\*Nr. 70. M 42. Zu kleine Zucht, um klassifiziert zu werden. Die Eltern waren ein Weibchen Typ. b und ein Männchen Typ. c. Das

Resultat von 2 stark gezeichneten, 2 gebänderten Weibchen und 1 grauschwarzes Männchen widerspricht nicht der Erwartung.

Nr. 71. M 48. Weibchen Typ. a (bb)  $\times$  Männchen Typ. c (BB). Nach Erwartung erhalten stark gezeichnete Weibchen (38) und gebänderte Männchen (32). In beiden Gruppen ist eine Variabilität vorhanden, die es erlaubt, das Material in hellere, mittlere und dunklere Stücke zu scheiden, so daß man an eine Rekombination mit dem Faktor A denken kann. Dazu kommt nun noch ein typisches, fast schwarzes eremita-Weibchen und ein rein weißes Männchen. Für das schwarze Weibchen liegt keine andere Erklärung als Mutation in der väterlichen Samenzelle vor. Das weiße Männchen bleibt unerklärt, wenn man nicht zu der unwahrscheinlichen Annahme greifen will, daß in der gleichen Zucht eine Additions- und eine Verlustmutation gleichzeitig auftraten.

Nr. 72. M 49. Weibchen Typ. b (Bb)  $\times$  Männchen Typ. c (BB). Das Resultat ist nicht ganz feststehend, weil hier wieder eine Zucht mit ganz besonders kräftigen Tieren vorliegt, deren Männchen sämtlich viel zu dunkel sind: für sich betrachtet könnten sie den Faktor (CX) enthalten, der aber dieser Linie fehlt. Im Vergleich mit anderen Zuchten muß man also wohl annehmen, daß es sich nur um eine besonders intensive Pigmentierung handelt, die „gebändert“ wie „stark gebändert“ und grauschwarz wie schwarz erscheinen läßt. Erhalten unter dieser Annahme: 5 Weibchen Typ. b, 6 Weibchen Typ. c, 11 Männchen Typ. b, 12 Männchen Typ. c.

\*Nr. 73. M 50. Diese Zucht wurde oben nicht aufgezählt, weil sie von zwei Müttern stammt, die dem gleichen Typus anzugehören schienen, sich aber als je vom Typ. a und b erwiesen. Vater: Typ. c. Daher liegt ein Gemisch vor von einer Zucht mit beiden Geschlechtern Typ. b und einer mit  $\frac{1}{2}$  Typ. b,  $\frac{1}{2}$  Typ. c. Die erhaltenen Individuen lassen sich in der Tat so einteilen, nämlich: 6 Weibchen Typ. c (gebändert), 28 Weibchen stark gezeichnet (Typ. b), 8—10 Männchen grauschwarz (Typ. c), 16—18 Männchen Typ. b (gebändert).

Nr. 74. M 56. Weibchen Typ. a  $\times$  Männchen Typ. c. Wieder eine der Zuchten, bei denen besonders kräftige Tiere dunkler sind als typisch. Bei den 7 stark gezeichneten Weibchen äußert es sich in einer starken Ausbildung der Zickzackbinden und kräftigem Zusammenfließen der Mittelbinden am hinteren Flügelrand; bei den 12 Männchen Typ. b durch dunklere Pigmentierung in der Richtung auf schwarz.

Nr. 75 M 57. Beide Eltern weiß (bb), Nachkommen ebenfalls (6 Weibchen, 5 Männchen).



Nr. 76. M 61. Weibchen Typ. a (bb)  $\times$  Männchen Typ. b (Bb). Nach Erwartung erhalten: 6 weiße, 8 stark gezeichnete Weibchen, 11 weiße, 8 gebänderte Männchen. Bei den beiden Gruppen von Männchen ist die Hälfte der Individuen etwas dunkler, also wohl Rekombination mit AA, Aa. Bei den Weibchen ist es nicht deutlich.

Nr. 77. M 71. Weibchen Typ. b (Bb)  $\times$  Männchen Typ. c (BB). Nach Erwartung erhalten: 11 stark gezeichnete, 9 gebänderte Weibchen, 14 gebänderte, 17 grauschwarze Männchen. Wie meist, so sind auch hier die Bb-Männchen recht variabel.

\*Nr. 78. M 75. Weibchen Typ. a, Männchen tiefschwarz von N 11 s; kann ein Männchen von Stufe e an gewesen sein, aber keine Entscheidung möglich. Das Resultat paßt am ehesten zu einem Männchen Typ. e [Bb (CX) (cX)]. Erhalten 2 Weibchen eremita, 4 Weibchen, die bei dieser Interpretation düster sein sollten, aber mehr gebänderten gleichen, 3 weiße, 3 stark gezeichnete Weibchen; 5 schwarze Männchen, 3, die als stark gebändert gelten können, 4, die Plustypen von gebändert darstellen können, und 2 typisch gebänderte, gar keine weißen. Sehr schön stimmt dies also nicht.

\*Nr. 79 P 7. Weibchen Typ. a  $\times$  Männchen Typ. a. Nur 2 Weibchen, 1 Männchen, ebenso wie Eltern und Großeltern weiß.

#### 4. Stamm.

##### a) Stammbaum.

Dieser Stamm ist in  $G_1$ — $G_3$  identisch mit Stamm 1 und 2, aus denen dann die vierte Generation kombiniert wurde.

$G_1$ wie Stamm 1,	$G_1$ wie Stamm 2,
$G_2$ wie Stamm 1,	$G_2$ wie Stamm 2,
$G_3$ wie Stamm 1.	$G_3$ wie Stamm 2.



$G_4$  Kreuzung zwischen Stamm 1 und 2.

Stamm 1	Stamm 2
N 10 a mit	N 11 b,
N 10 d „	N 11 a, N 11 e, N 11 n,
N 10 e „	N 11 a,
N 11 p „	N 11 a, N 11 b, N 11 d, N 11 n.

a) Mütter aus Stamm 1, Väter aus Stamm 2.

$\alpha$ ) Mutter von N 10 a

1. M 47 Weibchen Typ. b  $\times$  Männchen N 11 b Typ. c.

- β) Mutter von N 10 d  
 2. M 20 Weibchen Typ. b × Männchen N 11 a Typ. b,  
 3. M 29 Weibchen Typ. a × Männchen N 11 a Typ. f (s. unten?),  
 4. M 79 Weibchen Typ. c × Männchen N 11 n Typ. b,  
 γ) Mutter von N 10 e  
 5. M 74 Weibchen Typ. a × Männchen N 11 a Typ. e,  
 δ) Mutter von N 11 p  
 6. M 72 Weibchen Typ. b × Männchen N 11 a Typ. c,  
 7. M 25 Weibchen Typ. b × Männchen N 11 b Typ. e,  
 8. M 41 Weibchen Typ. c × Männchen N 11 d Typ. e.  
 b) Mütter aus Stamm 2, Väter aus Stamm 1.  
 9. M 65 Weibchen N 11 e × Männchen N 10 d Typ. b,  
 10. M 52 Weibchen N 11 n × Männchen N 11 p Typ. b.  
 G<sub>5</sub> Eine Inzuchtgeneration aus Nr. 7, M 41.  
 11. P 1 Weibchen Typ. e × Männchen Typ. e.

#### b) Die Einzelzuchten.

Nr. 80. M 20. Weibchen N 10 d, Typ. b (Bb) × Männchen N 11 a, Typ. b (Bb). Nach Erwartung erhalten: 3 gebänderte, 5 stark gezeichnete, 2 weiße Weibchen, 4 grauschwarze, 9 gebänderte, 4 weiße Männchen. Die Weibchen sind alle sehr kümmerlich und dementsprechend auch matt gezeichnet, die Männchen, abgesehen von starker Variabilität der gebänderten, typisch.

\*Nr. 81. M 25. Weibchen N 11 p, Typ. b (Bb) × Männchen N 11 b, fast schwarz. Der Vater muß Typ. e gewesen sein, da die erhaltenen Typen nur bei dieser Kombination vorkommen, obwohl die geringen Zahlen der Nachkommenschaft keine Entscheidung zulassen. Erhalten: 1 stark gezeichnetes und 2 eremita-Weibchen, 1 schwarzes, 1 stark gebändertes, 1 grauschwarzes, 2 gebänderte Männchen.

\*Nr. 82. M 29. Weibchen N 10 d, Typ. b (Bb) × Männchen N 11 a, schwarz. Dies ist eine der Zuchten, für die die Interpretation nicht ausreicht. Der Vater muß Typ. f gewesen sein [Bb (CX) (CX)]. Erwartung: Weibchen  $\frac{1}{2}$  eremita,  $\frac{1}{2}$  stark gezeichnet, Männchen:  $\frac{1}{2}$  schwarz,  $\frac{1}{2}$  gebändert. Von den Weibchen ist zwar die Hälfte dunkel, die Hälfte hell, von den ersteren kann aber nur ein Individuum als eremita bezeichnet werden, die anderen 4 stehen zwischen gebändert und düster. Da keine andere Interpretation sichtbar ist, so müssen sie irgendwie genetisch Weibchen vom Typ. e sein, aber phänotypisch zu hell. Natürlich befriedigt diese Annahme nicht vollständig. Von den Männchen

sind 12 schwarz und fast schwarz, 14 von gebändert nach grauschwarz variierend, was immerhin nicht direkt der Erwartung widerspricht.

Nr. 83. M 41. Weibchen N 11 p, Typ. c [BB (cX)]  $\times$  Männchen N 11 d, Typ. e [Bb (cX) (cX)]. Erwartung: Weibchen  $\frac{1}{4}$  atra,  $\frac{1}{4}$  eremita,  $\frac{1}{4}$  gebändert,  $\frac{1}{4}$  stark gezeichnet; Männchen:  $\frac{1}{2}$  schwarz,  $\frac{1}{4}$  grauschwarz,  $\frac{1}{4}$  gebändert. Die Weibchen stimmen sehr schön, abgesehen von der zu geringen Zahl des hellsten Typus, nämlich: 10 atra, 7 eremita, 8 gebänderte, 4 stark gezeichnete; unter den Männchen sind aber die hellen Klassen viel zu schwach vertreten; da es aber auch besonders unansehnliche Stücke, verglichen mit den dunkeln, sind, so ist dies wohl ein Ausdruck der Modifikabilität, der uns schon öfters begegnete. Es sind 32 schwarze, 10 grauschwarze, 6 gebänderte.

Nr. 84. M 47. Weibchen N 10 a, Typ. b (Bb)  $\times$  Männchen N 11 b, Typ. c (BB). Erhalten nach Erwartung: 4 gebänderte, 7 stark gezeichnete Weibchen, 10 Männchen Typ. c, 8 Männchen Typ. b. Hier scheint die Rekombination mit dem Faktor Aa und aa ziemlich deutlich zu sein. Bei den Weibchen ist in beiden Gruppen eine Hälfte etwas heller; bei den Männchen vom Typ. c sind nur 5 grauschwarz, 5 aber in der Mitte zwischen gebändert und grauschwarz stehend: entsprechend sind von den gebänderten 2 fast weiß.

Nr. 85. M 52. Weibchen N 11 n, Typ. a (bb)  $\times$  Männchen N 11 p, Typ. b (Bb). Erhalten nach Erwartung: 10 weiße, 7 stark gezeichnete Weibchen, 7 weiße, 7 gebänderte Männchen. Es dürfte eine Rekombination mit dem Faktor AA vorliegen. Denn die stark gezeichneten Weibchen zeigen Neigung zum Zusammenfluß der Binden am Flügelvorderrand, während unter den weißen Weibchen die besonders hellen Stücke fehlen. Entsprechend variieren die gebänderten Männchen alle in der Richtung auf grauschwarz, während die weißen Männchen zur beginnenden Pigmentierung in den Mittelbinden und am Flügelrand neigen und außerdem leicht pigmentierte Hinterflügel zeigen.

Nr. 86. M 65. Weibchen N 11 e, Typ. e [Bb (cX)]  $\times$  Männchen N 10 d, Typ. b [Bb (cX) (cX)]. Erwartung:  $\frac{1}{4}$  weiße,  $\frac{1}{2}$  stark gezeichnete,  $\frac{1}{4}$  gebänderte Weibchen,  $\frac{1}{4}$  stark gebänderte,  $\frac{3}{4}$  schwarze Männchen. Erhalten Weibchen: 8:16:7. Von den Männchen sind 28 schwarz mit Variation in der Intensität der Schwärzung, 11 sind kleine graue Stücke. Da die Erfahrung zeigt, daß dies helle Grau eine Hemmungsbildung des Pigmentierungsvorgangs darstellt, die auf im Wachstum zurückgebliebene Individuen beschränkt ist, so ist es wohl



möglich, daß dies die stark gebänderten Stücke sind. Gerade diese Klasse zeigt ohnedies oft viele unverstandene Besonderheiten.

\*Nr. 87. M 72. Weibchen N 11 p, Typ. b (Bb) × Männchen N 11 a, Typ. c (BB). Die Männchen stimmen mit der Erwartung, nämlich: 5 gebänderte, 9 grauschwarze, aber nur ein stark gezeichnetes Weibchen geschlüpft.

Nr. 88. M 74. Weibchen N 11 e, Typ. a [bb (cX)] × Männchen N 11 a, Typ. e [Bb (CX) (cX)]. Erwartung: in beiden Geschlechtern je  $\frac{1}{4}$  Typ. a, b, d und e. Erhalten: 3 weiße, 3 stark gezeichnete, 5 düstere, 4 eremita-Weibchen, 3 weiße, 2 gebänderte, 5 stark gebänderte, 4 schwarze Männchen, alle typisch.

Nr. 89. M 79. Weibchen N 10 d, Typ. c (BB) × Männchen N 11 n, Typ. b (Bb). Erhalten nach Erwartung: 4 stark gezeichnete, 3 gebänderte Weibchen, 3 gebänderte, 4 grauschwarze Männchen,

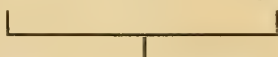
Nr. 90. P 1. Weibchen M 41, Typ. e [Bb (CX)] × Männchen ds gl., Typ. e [Bb (CX) (cX)]. Erwartet: Weibchen 1 Typ. a : 2 Typ. b : 1 Typ. c : 1 Typ. d : 2 Typ. e : 1 Typ. f. Erhalten: 4 weiße, 8 stark gezeichnete, 4 gebänderte, 4 düstere, 6 eremita, 3 atra. Diese Zucht ist auf Tafel 3 abgebildet, um die Variation von weiß bis schwarz zu demonstrieren. Männchen Erwartung Typ. d  $\frac{1}{8}$ , Typ. e—i (schwarz)  $\frac{7}{8}$ . Nur 2 breitgebänderte Individuen neben 38 schwarzen, also wie so häufig, zu geringe Zahl der hellsten Klasse. Unter den schwarzen Männchen müssen sich die Typen allerstärkster Schwärzung finden, was der Fall ist.

## 5. Stamm.

### a) Stammbaum.

Dieser Stamm ist in  $G_1$ — $G_3$  identisch mit Stamm 1 und 3, aus denen die vierte Generation kombiniert wird.

$G_1$ wie Stamm 1	$G_1$ wie Stamm 3,
$G_2$ wie Stamm 1	$G_2$ wie Stamm 3,
$G_3$ wie Stamm 1	$G_3$ wie Stamm 3.



$G_4$  Kreuzung zwischen Stamm 1 und 3.

Stamm 1	Stamm 3
N 10 a mit	N 11 l,
N 10 c „	N 11 l,
N 10 d „	N 11 l, N 11 i, N 11 m, N 11 o,
N 11 p „	N 11 o.

- a) Mütter aus Stamm 1, Väter aus Stamm 3.
- α) Mutter von N 10 a
    - 1. M 59 Weibchen Typ. e × Männchen N 11 l Typ. b,
  - β) Mutter von N 10 c
    - 2. M q Weibchen Typ. b × Männchen N 11 l Typ. a,
  - γ) Mutter von N 10 d
    - 3. M 30 Weibchen Typ. b × Männchen N 11 m Typ. c,
    - 4. M 28 Weibchen Typ. b × Männchen N 11 o Typ. c,
  - δ) Mutter von N 11 p
    - 5. M 37 Weibchen Typ. c × Männchen N 11 o Typ. b,
    - 6. M 77 Weibchen Typ. a × Männchen N 11 o Typ. c.
- b) Mütter aus Stamm 3, Väter aus Stamm 1.
- α) Mutter von N 11 i
    - 7. M 35 Weibchen Typ. c × Männchen N 10 d Typ. a,
  - β) Mutter aus N 11 l
    - 8. M t Weibchen Typ. b × Männchen N 10 d Typ. b,
    - 9. M 12 Weibchen Typ. a × Männchen N 10 d Typ. b,
    - 10. M 19 Weibchen Typ. b × Männchen N 10 d Typ. b.

#### b) Die Einzelzuchten.

Nr. 91. Mq. Weibchen N 10 c, Typ. b (Bb) × Männchen N 11 l, Typ. a (bb). Erhalten nach Erwartung: 8 weiße, 5 stark gezeichnete Weibchen, 4 weiße, 9 gebänderte Männchen, alle typisch.

Nr. 92. Mt. Weibchen N 11 l, Typ. b (Bb) × Männchen N 10 d, Typ. b (Bb). Nach Erwartung erhalten: Weibchen: 5 weiße, 13 stark gezeichnete, 7 gebänderte; Männchen: 7 weiße, 18 gebänderte, 7 grauschwarze. Die gebänderten Weibchen wie Männchen sind meist hell und einzelne Stücke können ebensogut der nächst niederen Klasse zugeteilt werden; vielleicht Rekombination mit Aa und aa.

Nr. 93. M 12. Weibchen N 11 l, Typ. a × Männchen N 10 d, Typ. b. Zunächst finden sich nach Erwartung:  $\frac{1}{2}$  weiße und stark gezeichnete Weibchen,  $\frac{1}{2}$  weiße und gebänderte Männchen. Die Männchen beider Typen sind besonders hell, es sind 7 weiße, 9 stark gezeichnete Weibchen, 17 weiße, 10 schwach gebänderte Männchen. Dazu aber finden sich 1 düsteres, 2 eremita-Weibchen, 4 stark gebänderte bis grauschwarze Männchen, 2 schwarze Männchen! Da in beiden Stämmen der Faktor (CX) fehlt, auch eine Spaltung mit einer solchen Minderzahl der dunkeln Typen nicht existiert, so muß wohl angenommen werden, daß ein paar Samenzellen von B (cX) und b (cX) zu B (CX)

und b (CX) mutierten und die Weibchen bb (CX) und Bb (CX) sowie Männchen bb (CX) (cX), Bb (CX) (cX), vielleicht auch BB (CX) (cX) — ein tiefschwarzes Männchen liegt vor — erzeugten.

Nr. 94. M 19. Weibchen N 11 l, Typ. b (Bb)  $\times$  Männchen N 10 d, Typ. b (Bb). Nach Erwartung erhalten: 12 weiße, 17 stark gezeichnete, 10 gebänderte Weibchen, 8 weiße, 22 gebänderte, 7 grauschwarze Männchen. Alle Typen der Zucht sind besonders hell, also wohl Rekombination mit aa. So gehören wohl auch einige der gebänderten Männchen zu der Gruppe der „grauschwarzen“ und einige der weißen Weibchen zu der stark gezeichneten Klasse.

Nr. 95. M 28. Weibchen N 10 d, Typ. b (Bb)  $\times$  Männchen N 11 o, Typ. c (BB). Der Erwartung entsprechend erhalten in typischen Stücken: 16 stark gezeichnete, 11 gebänderte Weibchen, 18 gebänderte, 11 grauschwarze Männchen.

Nr. 96. M 30. Weibchen N 10 d, Typ. b (Bb)  $\times$  Männchen N 11 m, Typ. c (BB). Erhalten nach Erwartung: 6 stark gezeichnete, 4 gebänderte Weibchen, 9 gebänderte, 10 grauschwarze Männchen. In allen Gruppen variiert der Typus stark. Unter den gebänderten Männchen ist ein Minustier praktisch weiß. Wir nehmen Rekombination mit AA, Aa, aa an.

Nr. 97. M 35. Weibchen N 11 i, Typ. c (BB)  $\times$  Männchen N 10 d, Typ. a (bb). Nach Erwartung alle Weibchen stark gezeichnet (15), alle Männchen gebändert (12). Von beiden ist etwa die Hälfte dunkler, also wohl Rekombination mit AA und Aa.

Nr. 98. M 37. Weibchen N 11 p, Typ. c (BB)  $\times$  Männchen N 11 o, Typ. b (Bb). Nach Erwartung 17 stark gezeichnete, 11 gebänderte Weibchen, 15 gebänderte, 20 grauschwarze Männchen. Die Mehrzahl der gebänderten Männchen erscheint nicht typisch, sondern verschwommen hellgrau, eines ist fast weiß. Die Ursache liegt wohl in der Schwäche der recht kleinen Individuen, worauf schon früher hingewiesen wurde.

Nr. 99. M 59. Weibchen N 10 a, Typ. e [Bb (CX)]  $\times$  Männchen N 11 l, Typ. b [Bb (cX) (cX)]. Erwartung: 1 weißes : 2 stark gezeichnete, 1 gebändertes Weibchen; 3 schwarze : 1 stark gebändertes Männchen. Die Weibchen nach Erwartung erhalten, nämlich: 3 weiße, 5 stark gezeichnete, 3 gebänderte. Bei den Männchen sind zu wenig schwarze vorhanden, nämlich 4 schwarze und 4, die Typ. d sein sollten, aber, wie schon so oft bei diesem Typ., als Männchen erscheinen, die weiße, intensiv gezeichnete Vorderflügel und dunkle Hinterflügel besitzen.



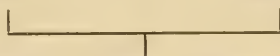
Nr. 100. M 77. Weibchen N 11 p Typ. a (bb)  $\times$  Männchen N 11 o Typ. c (BB). Nach Erwartung alle Weibchen (10)  $\pm$  stark gezeichnet: alle Männchen (5)  $\pm$  gebändert. Unter den Weibchen sind zwei dunkler und zwei heller als die anderen, bei den Männchen eines fast grauschwarz, eines praktisch weiß. Wir schließen daraus auf eine Rekombination mit AA, Aa, aa.

## 6. Stamm.

### a) Stammbaum.

Dieser Stamm ist in  $G_1$ — $G_3$  identisch mit den Stämmen 2 und 3, aus denen dann die vierte Generation kombiniert wird.

$G_1$ wie Stamm 2	$G_1$ wie Stamm 3,
$G_2$ wie Stamm 2	$G_2$ wie Stamm 3,
$G_3$ wie Stamm 2	$G_3$ wie Stamm 3.



$G_4$  Kreuzung zwischen Stamm 2 und 3.

Stamm 2		Stamm 3
N 11 a	mit	N 11 o, N 11 l,
N 11 b	„	N 11 l, N 11 m,
N 11 d	„	N 11 o, N 11 l,
N 11 e	„	N 11 m,
N 11 n	„	N 11 l, N 11 m.

a) Mütter aus Stamm 2, Väter aus Stamm 3.

$\alpha$ ) Mutter von N 11 a

1. M 33 Weibchen Typ. a  $\times$  Männchen N 11 o Typ. c,

$\beta$ ) Mutter von N 11 b

2. M 53 Weibchen Typ. c  $\times$  Männchen N 11 m Typ. b,

3. M 83 Weibchen Typ. b  $\times$  Männchen N 11 m Typ. b, .

$\gamma$ ) Mutter von N 11 d

4. M 32 Weibchen Typ. e  $\times$  Männchen N 11 l Typ. b,

5. M 55 Weibchen Typ. d  $\times$  Männchen N 11 l Typ. a,

6. M 64 Weibchen Typ. e  $\times$  Männchen N 11 l Typ. a,

7. M 69 Weibchen Typ. e  $\times$  Männchen N 11 o Typ. c,

8. M 70 Weibchen Typ. b  $\times$  Männchen N 11 o Typ. c,

$\delta$ ) Mutter von N 11 e

9. M 67 Weibchen Typ. d  $\times$  Männchen N 11 m Typ. c.

b) Mütter aus Stamm 3, Väter aus Stamm 2.

$\alpha$ ) Mutter von N 11 l

10. M 10 Weibchen Typ. a  $\times$  Männchen N 11 a Typ. d,

11. M 8 Weibchen Typ. b  $\times$  Männchen N 11 b Typ. c,
  12. M 13 Weibchen Typ. b  $\times$  Männchen N 11 d Typ. e,
  13. M 6 Weibchen Typ. b  $\times$  Männchen N 11 n Typ. d.
  - β) Mutter von N 11 m
    14. M 39 Weibchen Typ. a  $\times$  Männchen N 11 n Typ. d,
    15. M 82 Weibchen Typ. b  $\times$  Männchen N 11 b Typ. e,
    16. M 84 Weibchen Typ. c  $\times$  Männchen N 11 e Typ. h.
  - γ) Mutter von N 11 o
    17. M 31 Weibchen Typ. b  $\times$  Männchen N 11 a Typ. e.
  - G<sub>5</sub> a). Inzuchtsgeneration aus M 84 (Nr. 17)
    18. P 3 Weibchen Typ. f  $\times$  Männchen Typ. e,
    19. P 4 Weibchen Typ. f  $\times$  Männchen Typ. e.
  - b) Weibchen von M 84  $\times$  Männchen M o (s. 3. Stamm)
    20. P 6 Weibchen Typ. f  $\times$  Männchen Typ. a.
  - c) Weibchen von M 21 (s. 3. Stamm)  $\times$  Männchen M 84
    21. P 5 Weibchen Typ. a  $\times$  Männchen Typ. e.
- Zu G<sub>4</sub> gehört noch eine Kreuzung zwischen N 11 m und einer sonst ausgestorbenen Linie N F b, nämlich
22. M 87 Weibchen N 11 m Typ. b  $\times$  Männchen N F b Typ. f.

#### b) Die Einzelzuchten.

Nr. 101. M 6. Weibchen N 11 l Typ. b [Bb (cX)]  $\times$  Männchen N 11 n Typ. d [bb (CX) (cX)]. Erwartung in beiden Geschlechtern je ein Viertel vom Typ. a, b, d, e. Erhalten: 7 weiße, 12 stark gezeichnete, 6 düstere, 4 eremita Weibchen, 3 weiße, 4 gebänderte, 5 stark gebänderte, 7 schwarze Männchen. Alle sind typisch, aber von den weißen Männchen ist nur eines rein weiß, die beiden anderen etwas nach gebändert gehend.

Nr. 102. M 8. Weibchen N 11 l Typ. b (Bb)  $\times$  Männchen N 11 b Typ. c (BB). Nach Erwartung erhalten 23 stark gezeichnete, 18 gebänderte Weibchen, 23 gebänderte, 20 grauschwarze Männchen. In jeder Gruppe herrscht eine gewisse Variation, die aber wohl kaum über eine Fluktuation hinausgeht. Das Bemerkenswerte zu dieser Zucht ist, daß es eine der wenigen ist, in denen das Resultat nicht mit der genetischen Konstitution der Eltern übereinstimmt. Da die väterliche Großmutter ein eremita-Weibchen war, mußten alle ihre Söhne den Faktor (CX) enthalten, keiner könnte also heller sein als Typ. d. Hier liegt aber nach dem Resultat ein Vater Typ. c ohne den Faktor (CX) vor. Als diese Kopulation gemacht wurde, war der Unterschied zwischen

den Männchen Typ. d und denen c und b noch nicht bekannt und daher ist aus der damaligen Klassifikation keine entscheidende Information zu erhalten; das Individuum selbst ist zwar vorhanden, aber zu sehr abgeflogen, um noch klassifiziert werden zu können. Eine ungezwungene Lösung dieser Unstimmigkeit ist uns nicht erkennbar und wir können wieder nur darauf hinweisen, daß der ganze Fall der Nonne noch weitere unanalyisierte Komplikationen birgt.

Nr. 103. M 10. Weibchen N 11 l Typ. a [bb (cX)]  $\times$  Männchen N 11 a Typ. d [bb (CX) (cX)]. Erwartung in beiden Geschlechtern zur Hälfte Typ. a und Typ. d. Erhalten 8 weiße, 8 düstere Weibchen, 11 weiße, 20 stark gebänderte Männchen. Die Mehrzahl der düsteren Weibchen sind verhältnismäßig hell, da es aber schwächliche kleine Individuen sind, so liegt wohl die schon öfters erwähnte Modifikation vor. Unter den stark gebänderten Männchen findet die übliche Fluktuation nach schwarz hin statt. Außerdem sind drei schwach gebänderte Individuen mitgezählt, von denen nicht gesagt werden kann, ob sie nicht richtiger als weiße Männchen mit Rekombination von AA zu klassifizieren sind. Die Variationsbreite im Typ. d läßt sehr wohl die Annahme der Rekombination mit diesem Faktor zu.

Nr. 104. M 13. Weibchen N 11 l Typ. b [Bb (cX)]  $\times$  Männchen N 11 d Typ. e [Bb (CX) (cX)]. Dies ist eine der Kombinationen, in denen alle Typen von a—f im Verhältnis von 1 : 2 : 1 : 1 : 2 : 1 erwartet werden. Sie sind auch alle typisch vorhanden, nur, wie so häufig, ist die Zahl der weißen Männchen viel zu klein. Erhalten 7 weiße, 11 stark gezeichnete, 8 gebänderte, 5 angedüsterte, 7 eremita, 5 atra-Weibchen, 1 weißes, 10 gebänderte, 7 grauschwarze, 10 stark gebänderte, 24 schwarze Männchen.

\*Nr. 105. M. 31. Weibchen N 11 o Typ. b [Bb (cX)]  $\times$  Männchen N 11 a Typ. e [Bb (CX) (cX)]. In dieser Zucht sind die erwarteten 6 Weibchentypen vorhanden, aber die Zahlenverhältnisse stimmen schlecht zur Erwartung von 1 : 2 : 1 : 1 : 2 : 1, nämlich 4 weiße, 9 stark gezeichnete, 4 gebänderte, 9 düstere, 7 eremita, 1 atra-Weibchen. Also zuviel Typ d (düster) und zu wenig Typ f (atra). Bei den Männchen aber fehlen die hellen Klassen fast vollständig, nämlich keine weißen Männchen, 3 gebänderte, 4 grauschwarze, 6 stark gebänderte, 26 schwarze. Eine Erklärung für dies Resultat vermögen wir nicht zu geben.

Nr. 106. M 32. Weibchen N 11 d Typ. e [Bb (CX)]  $\times$  Männchen N 11 l Typ. b [Bb (cX) (cX)]. Erwartung: Weibchen  $\frac{1}{4}$  weiß,  $\frac{1}{2}$  stark gezeichnet,  $\frac{1}{4}$  gebändert, Männchen:  $\frac{1}{4}$  stark gebändert,  $\frac{3}{4}$  schwarz.



Erhalten: 11 weiße, 18 stark gezeichnete, 9 gebänderte Weibchen. Die letzteren sind auffallend pigmentreich und da auch die weißen Weibchen nicht sehr hell sind, so liegt wohl die Rekombination mit AA vor. Dafür sprechen auch die Männchen, von denen unter 21 praktisch schwarzen 6 sind, die eine weiße Flügelwurzel haben und deshalb als Typ. d mit Verschiebung nach der dunkeln Seite infolge der Anwesenheit von AA aufgefaßt werden.

Nr. 107. M 33. Weibchen N 11 a Typ. a (bb)  $\times$  Männchen N 11 o Typ. c (BB). Nach Erwartung alle Weibchen (21) stark gezeichnet, alle Männchen (17) gebändert. Die letzteren sind in der Mehrzahl dunkler als der Typus und variieren nach grauschwarz hin.

Nr. 108. M 39. Weibchen N 11 m Typ. a [bb (cX)]  $\times$  Männchen N 11 n Typ. d [bb (cX) (cX)]. Erwartung in beiden Geschlechtern  $\frac{1}{2}$  Typ. a,  $\frac{1}{2}$  Typ. d. Erhalten 7 weiße, 4 düstere Weibchen, 6 weiße, 8 stark gebänderte Männchen. Alle Typen stehen auf der Plusseite ihrer Variabilität, so daß man an Rekombination mit dem Faktor AA denkt.

Nr. 109. M 53. Weibchen N 11 b Typ. c (BB)  $\times$  Männchen N 11 m Typ. b (Bb). Die Klassifizierung des Resultats in 7 stark gezeichnete, 9 gebänderte Weibchen, 12 gebänderte, 9 grauschwarze Männchen ist nicht vollständig sicher, da eine sehr starke Fluktuation alle Typen ineinander übergehen läßt. Die Mehrzahl der gebänderten Männchen ist dunkel, ein Individuum aber praktisch weiß.

Nr. 110. M 55. Weibchen N 11 d Typ. d [bb (cX)]  $\times$  Männchen N 11 l Typ. a [bb (cX) (cX)]. Erwartung: alle Weibchen weiß, alle Männchen stark gebändert (übers Kreuz). Erhalten 19 weiße Weibchen, 12 stark gebänderte Männchen, dazu ein sehr düsteres Weibchen. Weibchen wie Männchen gehören der Plusseite des Typus an, also wohl Rekombination mit AA. Das unerwartete düstere Weibchen ist jedenfalls auf „Nichtauseinanderweichen der X-Chromosomen“ zurückzuführen, wie in einem späteren Abschnitt gezeigt werden wird.

Nr. 111. M 64. Weibchen N 11 d Typ. e [Bb (cX)]  $\times$  Männchen N 11 l Typ. a [bb (cX) (cX)]. Erwartung: Weibchen  $\frac{1}{2}$  Typ. a,  $\frac{1}{2}$  Typ. b, Männchen  $\frac{1}{2}$  Typ. d,  $\frac{1}{2}$  Typ. e. Erhalten 19 weiße, 12 stark gezeichnete, 24 stark gebänderte, 15 schwarze Männchen. Alle vier Gruppen stehen auf der Plusseite ihrer Fluktuation, also wohl Rekombination mit AA.

Nr. 112. M 67. Weibchen N 11 e Typ. d [bb (cX)]  $\times$  Männchen N 11 m Typ. c [BB (cX) (cX)]. Überskreuzvererbung mit nur Weibchen Typ. b (20) und nur Männchen Typ. e (15). Die Männchen sind nicht

so schwarz wie sonst für diesen Typ charakteristisch, sondern mehr braun.

Nr. 113. M 69. Weibchen N 11 d Typ. e [Bb (CX)]  $\times$  Männchen N 11 o Typ. c [BB (cX) (cX)]. Erwartung: Weibchen  $\frac{1}{2}$  Typ. b,  $\frac{1}{2}$  Typ. c, Männchen alle schwarz ( $\frac{1}{2}$  Typ. e,  $\frac{1}{2}$  Typ. f). Erhalten 9 stark gezeichnete, 6 gebänderte Weibchen, 21 schwarze Männchen. Alle Individuen sind Minusvarianten ihrer Gruppe (aa?).

Nr. 114. M 70. Weibchen N 11 d Typ. b (Bb)  $\times$  Männchen N 11 o Typ. c (BB). Nach Erwartung erhalten 10 stark gezeichnete, 12 gebänderte Weibchen, 8 gebänderte, 9 grauschwarze Männchen. Die Männchen alle relativ dunkel.

\*Nr. 115. M 82. Weibchen N 11 m Typ. b [Bb (cX)]  $\times$  Männchen N 11 b Typ. e [Bb (CX) (cX)]. Der Vater war schwarz, wahrscheinlich Typ. e. Die Zahlen sind aber zu klein, um das Resultat zu kontrollieren. Die vorhandenen Typen passen aber zu der Erwartung, nämlich 1 weißes, 2 düstere, 1 eremita, 1 atra-Weibchen, 1 gebändertes, 1 schwarzes Männchen.

\*Nr. 116. M 83. Männchen N 11 b Typ. b (Bb)  $\times$  Männchen N 11 m Typ. b (Bb). Nur 3 stark gezeichnete Weibchen und 1 weißes Männchen erhalten.

Nr. 117. M 84. Weibchen N 11 m Typ. c [BB (cX)]  $\times$  Männchen N 11 e Typ. h [Bb (CX) (CX)]. Erwartung: Weibchen  $\frac{1}{2}$  eremita,  $\frac{1}{2}$  atra, Männchen schwarz ( $\frac{1}{2}$  Typ. e,  $\frac{1}{2}$  Typ. f). Erhalten 14 eremita, 12 atra-Weibchen, 22 schwarze Männchen.

Nr. 118. M 87. Weibchen N 11 m Typ. b [Bb (cX)]  $\times$  Männchen NFb Typ. f [BB (CX) (cX)]. Erwartung in beiden Geschlechtern je  $\frac{1}{2}$  Typ. b, c, e, f. Erhalten 9 stark gezeichnete, 6 gebänderte, 5 eremita, 5 atra-Weibchen, 5 gebänderte, 7 grauschwarze, 10 schwarze Männchen. Die eremita-Weibchen sind durchgehend vom dunkelsten Typus.

Nr. 119. P 3. Weibchen von N 84 (Nr. 117) Typ. f [BB (CX)]  $\times$  Männchen dgl. Typ. e [Bb (CX) (cX)].

Nr. 120. P 4. Dgl. wie Nr. 119. Erwartung: Weibchen zu je  $\frac{1}{4}$  von Typ. b, c, e, f. Männchen alle schwarz (Typ. e, f, h, i). Erhalten in P 3 vier stark gezeichnete, 4 gebänderte, 5 eremita, 5 atra-Weibchen, 10 schwarze Männchen; in P 4 6 stark gezeichnete, 5 gebänderte, 3 eremita-Weibchen, 18 schwarze Männchen. Da fällt die zu geringe Zahl der dunkeln Weibchen in P 4 auf. Bei den Männchen finden sich der Formel entsprechend allerschwärzeste Individuen.

\*Nr. 121. P 5. Weibchen weiß Typ. a [bb (cX)] von M 21  $\times$  Männchen schwarz von M 84, Typ. e oder f. Zahlen zu gering zur Ent-

scheidung. Die erhaltenen Typen stimmen zur Erwartung bei einem Vater Typ. e. Erwartung in beiden Geschlechtern je  $\frac{1}{4}$  Typ. a, b, d, e. Erhalten 1 Weibchen eremita, 1 Weibchen düster, 1 Weibchen stark gezeichnet, 3 Weibchen weiß, 1 weißes, 1 gebändertes, 1 stark gebändertes, 3 schwarze Männchen.

Nr. 122. P 6. Weibchen Typ. f von M 84 [BB (CX)]  $\times$  Männchen Typ. a [bb (cX)] (cX) von Mo. Reine Überskreuzvererbung. Erwartung alle Weibchen Typ. b, alle Männchen Typ. e. Erhalten 23 stark gezeichnete Weibchen, 22 fast schwarze Männchen, dazu 1 eremita-Weibchen, 1 gebändertes Männchen. Die schwarzen Männchen haben sämtlich weiße Flügelwurzel, wie das häufig bei den Männchen Typ. e beobachtet wird. Die beiden Ausnahmeindividuen werden durch Nichtauseinanderweichen der X-Chromosomen erklärt, wie später erörtert werden wird.

### 7. Stamm.

Dieser kleine Stamm enthält nur eine  $F_1$ - und  $F_2$ -Generation von einem aus der Natur stammenden Pärchen, das Weibchen von einer dunkeln Stufe des eremita-Typs, das Männchen fast schwarz. Seine Nachkommenschaft erweist es als vom Typ. d.

Nr. 123.  $F_1$  von diesem Pärchen Msch. Weibchen Typ. e [Bb (cX)]  $\times$  Männchen Typ. d [bb (CX) (cX)]. Erwartung: Weibchen je  $\frac{1}{4}$  Typ. a, b, d, e. Erhalten 7 weiße, 5 stark gezeichnete, 8 düstere, 9 eremita-Weibchen, sämtliche der Plusseite ihrer Variabilität angehörig. Erwartung: Männchen je  $\frac{1}{4}$  Typ. d, e, g, h. Erhalten 17 schwarze und 7, die die schon mehrfach erwähnte in seiner Beziehung zu den anderen Ausprägungen des Typs unverständliche Variante von Typ. d darstellen, bei der die Hinterflügel dunkel, die Vorderflügel aber tief-schwarz auf weißem Grund gezeichnet sind.

Nr. 124. Nur eine  $F_2$  wurde hieraus gewonnen, nämlich zwischen einem düsteren Weibchen, Typ. d und einem schwarzen Männchen, Typ. e. Erwartung: Weibchen je  $\frac{1}{4}$  Typ. a, b, d, e, Männchen je  $\frac{1}{4}$  Typ. d, e, g, h. Erhalten: Weibchen 3 eremita, 2 düster, 2 stark gezeichnet, 4 weiß, aber alle auf der äußersten Plusseite ihres Typus stehend, ebenso wie die Elterntiere. Dies spricht für Rekombination mit AA, wenn auch z. T. die besondere Stärke der Individuen dieser Zucht verantwortlich sein mag. Männchen erhalten 6 schwarze und 2 vom gleichen Typ. d wie bei den Eltern. Dies spricht dafür, daß die besondere Erscheinungsform dieses Typs auf ein besonderes multiples Allelomorph zum Faktor CX zurückzuführen ist.



#### IV. Mutation.

Es bedarf wohl keiner besonderen Auseinandersetzungen, um zu beweisen, daß die für den Melanismus verantwortlichen Faktoren durch Mutation entstanden sind. Die Frage ist nur, ob sie auch noch jetzt gelegentlich als Mutation auftreten. Im Lauf unserer Untersuchungen sind uns nun in der Tat einige Fälle begegnet, in denen das Auftreten einzelner Individuen, die den Faktor (CX) besaßen, obwohl er der betreffenden Linie fehlte, nur mit einer eingetretenen Mutation erklärt werden kann. Die Fälle waren die folgenden:

1. Eine Serie von Mutationen wurde im 1. Stamm innerhalb blutsverwandter Zuchten gefunden. In  $G_1$  fand sich ein schwarzes Männchen Typ. c unter nur „weißen“ Individuen, d. h. solchen ohne den Faktor CX. Seine Nachkommenschaft (Nr. N 10 a) zeigt die Anwesenheit von (CX). In  $G_3$  des gleichen Stammes tritt in der Zucht Nr. 2: N 10 c ( $Bb \times Bb$ ) 1 Weibchen  $Bb$  (CX) auf, das nur durch Mutation entstanden sein kann. Seine Nachkommenschaft (Nr. 21, M 60) zeigt, daß dem Phänotypus tatsächlich auch die erwartete genotypische Beschaffenheit entspricht. In  $G_4$  finden wir wieder im gleichen Stamm einen Fall von Mutation, nämlich bei Ms (Nr. 8). Die Eltern waren phänotypisch  $Bb \times BB$ . Da unter den Nachkommen sich 2 Weibchen und 4 Männchen befinden, die den Faktor CX besitzen müssen, ist anzunehmen, daß der Vater einige mutierte Samenzellen besaß. Doch fehlt hier der Beweis durch die Nachzucht. In derselben Generation des gleichen Stammes findet sich noch ein ähnlicher Fall in M 38 (Nr. 18). Aus der Kreuzung  $Bb \times BB$  entstanden neben den erwarteten Typen 1 eremita-, 1 atra-Weibchen, 2 tiefschwarze Männchen. Es müssen also mindestens vier Samenzellen des Vaters zu (CX) mutiert sein.

2. Im zweiten Stamm liegt die Zucht N 11 n (Nr. 29) vor, deren beide Eltern weiß ( $bb$ ) waren. Trotzdem zeigt die Nachkommenschaft in  $F_1$  und  $F_2$ , daß die Samenzellen des Vaters zur Hälfte den Faktor (CX) besaßen. Die Mutation muß also hier im Hoden etwa in der Synapsisperiode vor sich gegangen sein.

3. Im 3. Stamm findet sich ein Fall in M 48 (Nr. 71). Die Kreuzung  $bb \times BB$  gibt das erwartete Resultat in 38 Weibchen und 32 Männchen. Dazu erscheint aber ein fast schwarzes eremita-Weibchen. Die Mutation muß in einer väterlichen Samenzelle erfolgt sein.

4. Im 5. Stamm gehört hierher M 12 (Nr. 93) Kreuzung Weibchen N 11 l  $bb \times$  Männchen N 10 d  $Bb$ . Beiden Stämmen fehlt der Faktor

(CX). Neben 43 Individuen nach Erwartung finden sich 3 Weibchen mit (CX) (1 düster, 2 eremita), ebenso 6 Männchen (4 stark gebänderte, 2 schwarze). Es müssen also ein paar Samenzellen des Vaters von B und b zu B (CX), b (CX) mutiert sein.

Aus diesen Befunden schließen wir, daß dauernd eine gewisse Zahl von melanistischen Mutanten gebildet wird, was ja auch mit den Erfahrungen in der Natur übereinstimmt.

## V. Nichtauseinanderweichen der Geschlechtschromosomen.

Mit diesem Namen belegte Bridges die von ihm entdeckte Erscheinung, daß gelegentlich im homozygoten Geschlecht beide X-Chromosomen nach einem Pol gehen, so daß Gameten mit 2 X und solche ohne X erzeugt werden. Wenn nun im X-Chromosom ein (geschlechtsbegrenzter) Faktor vererbt wird, so ist die Möglichkeit gegeben, daß der normale Gang der geschlechtsbegrenzten Vererbung durchbrochen und unerwartete Klassen von Individuen gebildet werden, wie dies Bridges bewies. Die Erscheinung scheint tatsächlich ziemlich verbreitet zu sein. Wir fanden sie bei *L. dispar* wieder und auch hier bei der Nonne haben wir ein paar Fälle, die nur so erklärt werden können.

1. Nr. 32 Mr. Hier liegt die Möglichkeit des Nichtauseinanderweichens vor. Nach der Kreuzung von Weibchen Bb (CX) mit Männchen BB (cX) (cX) erschien neben den typischen Individuen ein Bb-Männchen. Da alle Söhne ihr eines Geschlechtschromosom von der Mutter erhalten, müssen sie sämtlich (CX) (cX) besitzen; dazu BB oder Bb. Ein Männchen Bb (cX) (cX) ist also unmöglich. Falls aber Nichtauseinanderweichen beim Vater vorkam, so bildete er einzelne Gameten B (cX) (cX) und B. Die ersteren würden mit einem Ei b ein solches unerwartetes Männchen liefern.

2. Nr. 110. M 55. Weibchen bb (CX)  $\times$  Männchen bb (cX) (cX). Da die Töchter ihr X-Chromosom vom Vater erhalten, müssen sie alle (cX) besitzen, also die dunkeln Typen ausgeschlossen sein. Neben den erwarteten weißen Weibchen findet sich aber ein düsteres Weibchen. Nichtauseinanderweichen erklärt das Vorkommnis. Wenn dadurch männliche Gameten b und b (cX) (cX) gebildet werden, so ist die Kombination zwischen einem Ei b (CX) und der Samenzelle b zu einem düsteren Weibchen bb (CX) möglich.

3. Nr. 122. P 6. Weibchen BB (CX)  $\times$  Männchen bb (cX) (cX). Dies ist der schönste Fall, weil eine reine Überskreuz-Vererbung vorliegt, nämlich schwarzes Weibchen  $\times$  weißes Männchen = weiße (stark gezeichnete) Weibchen und schwarze Männchen. Dazu findet sich aber neben 55 typischen Individuen ein eremita-Weibchen [Bb (CX)] und ein gebändertes helles Männchen [Bb (cX) (cX)]. Wird Nichtauseinanderweichen bei einer Reifeteilung der väterlichen Samenzellen angenommen, so werden zwei Spermatozoen b und b (cX) (cX) gebildet. Ersteres gibt mit einer Eizelle B (CX) ein eremita-Weibchen Bb (CX), letzteres mit einer Eizelle B ein gebändertes Männchen Bb (cX) (cX).

## VI. Die Cytologie des Falls.

Bereits 1912, als es klar geworden war, daß der Melanismus der Nonne mit einem geschlechtsbegrenzten Faktor zu tun hat, veranlaßte ich meinen damaligen Doktoranden J. Seiler, die Cytologie des Falls zu bearbeiten. Dr. Seiler hatte bisher seine damaligen Resultate noch nicht veröffentlicht und stellt mir deshalb liebenswürdigerweise die folgende kurze Mitteilung über seine Befunde nebst der zugehörigen Abbildung zur Verfügung:

„Kurz skizziert sind die Chromosomenverhältnisse von *L. monacha* die folgenden: Die Äquatorialplatten der ersten Reifeteilung im Hoden zeigen 28 Chromosomen (s. Textfig. 1a), darunter ein auffällig großes. Ebenso sind die Chromosomenplatten der zweiten Reifeteilung beschaffen (b der Textfig. 1). Das große Chromosom liegt in der Mitte der Platte. Die Spermatozoen erhalten demnach 28 Chromosomen, darunter ein sehr großes.

Ganz anders sind die Chromosomenverhältnisse im Ei. Die Äquatorialplatten der ersten Reifeteilung haben 31 Chromosomen; die Tochterplatten der ersten Reifeteilung ebenfalls. Textfig. 1c, d zeigt ein zusammengehöriges Paar. Während der Anaphase verschmelzen nun in jeder Tochterplatte 4 Chromosomen zu einem großen Chromosom und die Äquatorialplatten der zweiten Reifeteilung haben demnach 28 Chromosomen (Textfig. 1e).

Die Embryonen sollten somit 56 Chromosomen haben, darunter zwei auffällig große; das ist nicht der Fall. Wenigstens zeigte vorläufig ein Embryo in 4 ganz in der Ebene des Schnittes gelegenen und schematisch klaren Äquatorialplatten 62 Chromosomen (f).



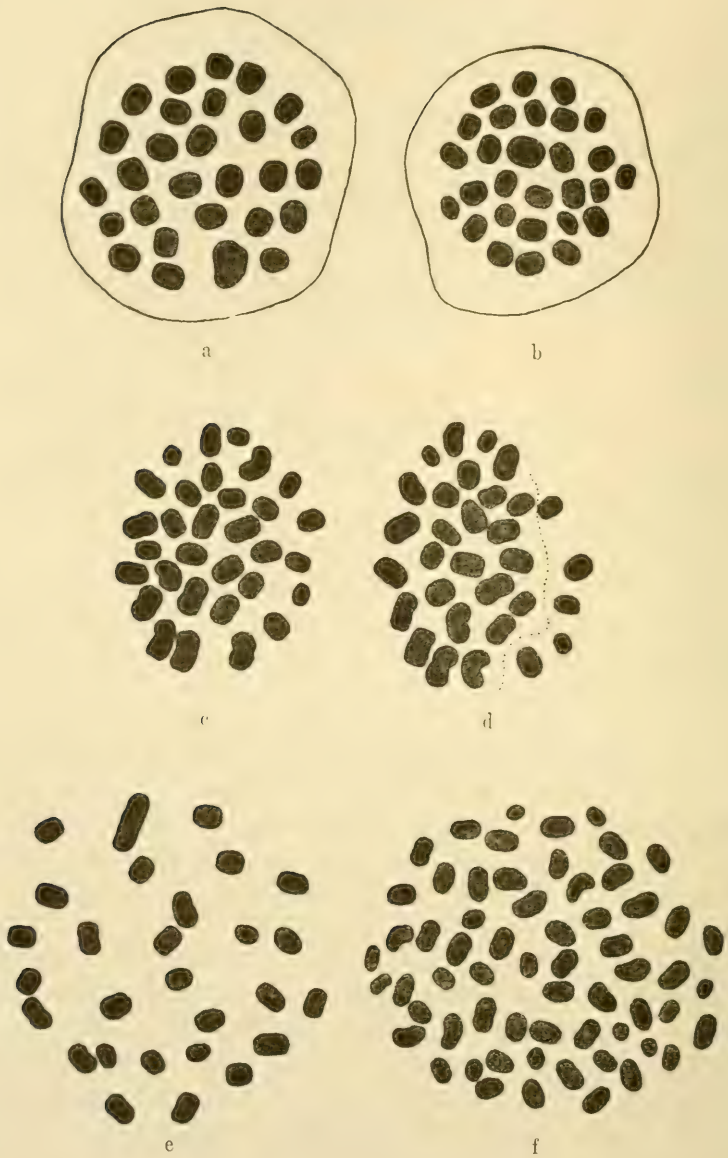


Fig. 1.

a = Äquatorialplatten der ersten, b = der zweiten Reifeteilung im Hoden. c, d = Tochterplattenpaar der ersten Reifeteilung im Ei. e = Äquatorialplatte der zweiten Reifeteilung im Ei. f = Äquatorialplatte einer Blastoderm-Mitose. Gez. mit Zeiß' Apochr. 2 mm, Ok. 18, Zeichenapparat n. Abbé.

Die Ausarbeitung dieser Chromosomenverhältnisse und die vererbungstheoretische Ausnutzung derselben soll zusammen mit den prinzipiell ähnlichen Befunden an *Phragmatobia fuliginosa* demnächst erfolgen.“

Dies sind natürlich höchst merkwürdige Chromosomenverhältnisse. Nach Analogie mit denen anderer von Seiler studierten Formen muß in dem großen Sammelchromosom das Geschlechtschromosom gesehen werden. Unter diesen Umständen sind sicher Besonderheiten der geschlechtsbegrenzten Vererbung zu erwarten. Die bisher vorliegenden Resultate erlauben uns aber noch nicht einen bestimmten Zusammenhang zu konstruieren, wenn man auch vielleicht darauf hinweisen sollte, daß einesteils 3 Faktoren beim Melanismus zusammen arbeiten, anderteils das Geschlechtschromosom sich aus 3 Einzelchromosomen zusammensetzt.

## VII. Die Biologie des Falls.

Wie bereits in der Einleitung bemerkt, erhält die genetische Analyse des Melanismus ihre Bedeutung dadurch, daß hier ein Fall vorliegt, in dem eine sichtlich neu entstandene Form die Stammform in historischer Zeit in ihrem Verbreitungsgebiet ersetzt. Es hat zwar wohl schon immer melanistische Nonnen gegeben. P. Schulze<sup>1)</sup> hat darauf hingewiesen, daß bereits im Jahre 1785 ein Dr. D . . . s. Florenz. schreibt:

„Von dieser Phalaene (Nonne) kenne ich ungemein viele Abänderungen: einige, besonders Männchen, die ich auf Tannen und Fichten fand, sind rußfarbig, so daß man die schwarze, wellenförmige Zeichnung der Oberflügel kaum von der Grundfarbe unterscheiden kann.“ Diese dunklen Stücke blieben aber bis etwa vor 50 Jahren Seltenheiten. In dem bekannten Forstinsektenwerk von Ratzeburg (1840) werden die dunklen Formen noch als Ausnahme verzeichnet. Chr. Schroeder schreibt, daß in seiner Jugend, an den gleichen Stellen, an denen jetzt kaum weiße Individuen zu finden sind, die schwarzen unbekannt waren. Wie dann allmählich die melanistischen Formen Europa eroberten, ist in den forstentomologischen Werken von Ratzeburg und Judeich-Nitzsche nachzulesen. Dabei zeigt sich vor allem, daß die Männchen den Weibchen in der Schwärzung vorausgehen und daß die Ausbreitungszentren oft in den großen Industriebezirken liegen. Wir müssen nun

<sup>1)</sup> Berliner Entomol. Ztschr., 57, 1912, S. 32.

zusehen, wieweit die genetischen Ergebnisse dazu beitragen, den Fall zu klären.

Zunächst wollen wir einmal die rein statistischen Konsequenzen unter der Annahme betrachten, daß die schwarzen Formen keinerlei Selektionswert haben. Wir nehmen an, daß in einer Population von weißen Nonnen ein gewisser Prozentsatz von Mutationen vorkommt und zwar sowohl im Faktor B wie auch (CX) und um die Sache zu vereinfachen, lassen wir die Mutation schon homozygot sein. Für den Faktor B ist dann die Ausgangssituation die: Die Population besteht aus  $v$ -Individuen  $bb$  und  $z$  mutierten Individuen  $BB$ . Wenn vollständig freie Kreuzung eintritt, ohne irgendwelche Selektion, so erreicht die Population bekanntlich in den folgenden Generationen ein Gleichgewicht mit den Zahlenverhältnissen  $z^2 BB + v^2 bb + 2 v z Bb$ . Im konkreten Fall könnte das bedeuten, daß ursprünglich 90  $bb$ - und 10  $BB$ -Individuen waren, zur Hälfte in beiden Geschlechtern. In späteren Generationen enthielten sie: 1  $BB + 81 bb + 18 Bb$ . Also die Individuen, die den dominanten Faktor besitzen, haben ihre Zahl etwa vervierfacht. In analoger Weise sind die Verhältnisse für den Faktor (CX) die: Durch Mutation entstehen in der Population  $x$  Weibchen (CX) und  $x$  Männchen (CX) neben  $y$  Weibchen ( $cX$ ) und  $y$  Männchen ( $cX$ ) ( $cX$ ). Bei Fortpflanzung ohne Selektion irgend einer Form erhalten wir eine Population im Gleichgewicht mit

$$\begin{aligned} & \frac{x}{x + y} \text{ Weibchen (CX), } \frac{y}{x + y} \text{ Weibchen (cX)} \\ & \frac{x^2}{(x + y)^2} \text{ Weibchen (CX) (CX), } \frac{y^2}{(x + y)^2} \text{ Männchen (cX) (cX),} \\ & \frac{2 xy}{(x + y)^2} \text{ Männchen (CX) (cX).} \end{aligned}$$

Bei Einsetzung der gleichen Zahlenwerte wären das: 10 düstere : 90 weiße Weibchen, also die Ausgangszahl, und ein schwarzes (CX) (CX) : 81 weiße ( $cX$ ) ( $cX$ ) : 18 fast schwarze (CX) ( $cX$ ) Männchen. Also eine Verdoppelung der nicht weißen Männchen und ungefähr Vervierfachung der dunkeln Männchen.

Nun nehmen wir an, daß beide Mutationen gleichzeitig in der Zahl  $z$  resp.  $x$  auftreten (wieder nur in homozygoter Form), dann wird die Population in den folgenden Generationen folgendermaßen aussehen:

$$1. \text{ Weibchen: } BB \text{ (CX)} = \frac{z^2 x}{(z + v)^2 (x + y)^2}$$



$$\begin{aligned}
2. \text{ Weibchen: Bb (CX) } &= \frac{2 z v x}{(z + v)^2 (x + y)^2}, \\
3. \text{ Weibchen: bb (CX) } &= \frac{v^2 x}{(z + v)^2 (x + y)^2}, \\
4. \text{ Weibchen: BB (cX) } &= \frac{z^2 y}{(z + v)^2 (x + y)^2}, \\
5. \text{ Weibchen: Bb (cX) } &= \frac{2 z v y}{(z + v)^2 (x + y)^2}, \\
6. \text{ Weibchen: bb (cX) } &= \frac{v^2 y}{(z + v)^2 (x + y)^2}, \\
1. \text{ Männchen: BB (CX) (CX) } &= \frac{z^2 x^2}{(z + v)^2 (x + y)^2}, \\
2. \text{ Männchen: BB (CX) (cX) } &= \frac{z^2 2 x y}{(z + v)^2 (x + y)^2}, \\
3. \text{ Männchen: BB (cX) (cX) } &= \frac{z^2 y^2}{(z + v)^2 (x + y)^2}, \\
4. \text{ Männchen: Bb (CX) (CX) } &= \frac{2 z v x^2}{(z + v)^2 (x + y)^2}, \\
5. \text{ Männchen: Bb (CX) (cX) } &= \frac{2 z v 2 x y}{(z + v)^2 (x + y)^2}, \\
6. \text{ Männchen: Bb (cX) (cX) } &= \frac{2 z v y^2}{(z + v)^2 (x + y)^2}, \\
7. \text{ Männchen: bb (CX) (CX) } &= \frac{v^2 x^2}{(z + v)^2 (x + y)^2}, \\
8. \text{ Männchen: bb (CX) (cX) } &= \frac{v^2 2 x y}{(z + v)^2 (x + y)^2}, \\
9. \text{ Männchen: bb (cX) (cX) } &= \frac{v^2 y^2}{(z + v)^2 (x + y)^2}.
\end{aligned}$$

Da von den Weibchen nur die Kombinationen mit (CX) dunkel sind, so bleibt ihr Zahlenverhältnis zu den weißen mit  $x:y$  erhalten. Von den Männchen sind aber alle dunkel bis auf Nr. 6 und 9. Somit ergibt sich für dunkle zu hellen Männchen ein Zahlenverhältnis von

$$\frac{z^2 (x + y)^2 + 2 v z (x^2 + 2 x y) + v^2 (x^2 + 2 x y)}{y^2 (v^2 + 2 z v)}.$$

Wenn wir dies wieder mit dem alten Zahlenbeispiel berechnen, so erhalten wir schwarze Männchen : nicht-schwarzen = 1 : 4,1. In der Ausgangsgeneration fanden sich die folgenden Verhältnisse mutierter zu nichtmutierten Männchen:

$$BB \text{ (CX) (CX) } = \frac{z \cdot x}{(z + v) (x + y)},$$

$$bb \text{ (CX) (CX) } = \frac{v \cdot x}{(z + v) (x + y)} : bb \text{ (cX) (cX) } = \frac{v \cdot y}{(z + v) (x + y)},$$

$$BB \text{ (cX) (cX) } = \frac{z \cdot y}{(z + v) (x + y)},$$

oder im gleichen Zahlenbeispiel = 1 : 4,3. Dies zeigt also, daß nach einmaliger Mutation die dunkeln Weibchen in ihrer Zahl konstant bleiben, die Männchen aber ein wenig zunehmen.

Wenn nun aber in jeder neuen Generation wieder ebensoviel Mutanten hinzukommen, wie liegen dann die Verhältnisse? Im wesentlichen müssen sie die gleichen sein, wie wenn in einer mendelnden Population eine Selektion der dominanten in entsprechender Rate stattfindet. Nach einer von Norton zusammengestellten und von Punnett publizierten Tabelle würde in einem solchen Fall bei einer Selektionsrate von 1 % in ungefähr 700 Generationen die Zahl der Rezessiven weniger wie  $\frac{1}{40}$  sein. Da wir für unseren Fall kaum ein höheres Mutationsprozent als  $\frac{1}{1000}$  ansetzen dürfen, so könnte auch unter reichlicher Berücksichtigung der von einer einfachen mendelnden Population abweichenden Verhältnisse das Anwachsen der schwarzen Formen nicht als eine einfache Konsequenz der statistischen Verhältnisse aufgefaßt werden. Wenn allerdings gezeigt werden könnte, daß die Mutation alljährlich zu etwa 10 % auftritt, dann würde dies ganz allein das Überwiegen der dunkeln Formen nach 40 Jahren erklären. Da aber bisher nichts für eine solche Annahme spricht, so müssen wir schließen, daß die schwarzen Mutanten einen Selektionswert gegenüber der Stammform besitzen.

Betrachten wir eine große Population, die die verschiedenen beschriebenen Kombinationen enthält, so ist sicher der erste Eindruck der, daß die dunkeln Individuen größer und kräftiger sind, besonders im männlichen Geschlecht. Wir versuchten deshalb exakte Anhaltspunkte für diesen Eindruck durch zahlreiche Messungen zu gewinnen<sup>1)</sup>. Sie ergaben zu unserer Überraschung unzweifelhaft, daß, soweit die Flügelgröße in Betracht kommt, eine optische Täuschung vorliegt. Es wurde der Vorderflügel von Wurzel zu Spitze in allen Individuen einer Zucht gemessen; das Mittel und die Variationsbreite ist in mm angegeben.

<sup>1)</sup> Sämtliche Messungen wurden von meinem Präparator, Herrn Michael Aigner, ausgeführt.

In Anbetracht des negativen Resultats wurde auf eine Wiedergabe der ganzen Variationsreihen verzichtet. Das Resultat war:

1. Länge des Vorderflügels von Weibchen der Konstitution bb (Typ. a, weiß)

Zucht	Mittel	Variationsbreite
M 57	22,2	20,5—24,5
M d	20,9	17,5—25
M f	22	21—23

2. Dgl. von Weibchen Bb und bb (Typ. a. und b)

Zucht	Mittel	Variationsbreite
M 61	20	18—22,5
M o	19,8	17,5—22
M c	20,9	18—23

3. Dgl. von Weibchen BB und Bb (Typ. b und c)

Zucht	Mittel Bb	Variationsbreite	Mittel BB	Variationsbreite
M 9	21	20,5—21,5	21,6	19,5—24

4. Dgl. von Weibchen aus Zuchten, in denen helle (Typ. a, b), mittlere (Typ. c, d) und dunkle Formen (Typ. e, f) gleichzeitig vorkommen.

Nr.	Mittel der hellen	Variationsbreite	Mittel der mittleren	Variationsbreite	Mittel der dunkeln	Variationsbreite
M n	19,8	16,5—22,5	20,2	16—22,5	20	19—21,5
M g	—	—	22,5	20,5—23,5	23	22—34
M l	19,8	17,5—21	19,4	16—23	20,7	20,5—21
M sch	21,7	20—24	22,4	20,5—24	21,8	19,5—24
M 13	20,4	19—21,5	20,8	18,5—22	20,2	17,5—23,5
M 15	20,6	19,5—22	20,2	18—23	20,5	19,5—21,5
M 31	21,8	19,5—23	21,4	19—24	21,5	21—22
M 38	22,1	21,5—23	22,5	21—25	22,2	21,5—22,5
M 41	21	21	20,4	18—22,5	20,7	16—22,5
M 51	20,6	15,5—22	20,8	19,5—21,5	19,3	16—21
M 87	21,1	18,5—23	20,6	17,5—23,5	19,7	16,5—21,5



## 5. Dgl. von weißen, mittleren, schwarzen Männchen.

	Mittel	Variationsbreite
Weißc Männchen (bb) M d . . . . .	16,6	15,5—19
" " " M f . . . . .	17,3	16—19
" " " M 21 . . . . .	16,6	14,5—17
" " " M 57 . . . . .	17,1	16—18
Mittlere Männchen (Bb + BB) M 37 . . . . .	16,2	15—19
Schwarze Männchen mit Faktor (CX) M 32 . . . . .	16,8	14,5—18,5
" " " " " M 44 . . . . .	18	16,5—19,5
" " " " " M 59 . . . . .	16	14,5—17
" " " " " M 64 . . . . .	17,3	14,5—19
" " " " " M 84 . . . . .	16,9	14,5—18

Diese Zahlen zeigen also ohne weiteres, daß sich die Pigmentierungstypen nicht durch ihre Flügelgröße unterscheiden und daher von einer Korrelation zwischen schwarzer Mutation und Körpergröße nicht gesprochen werden kann. Es soll aber ein Resultat in dieser Richtung nicht verschwiegen werden. Bowater zitierte bereits Angaben, daß die Größe der Individuen in Zuchten, bei denen mehrere Generationen hindurch die dunkelsten Stücke zur Nachzucht ausgewählt wurden, sich steigerte. Auch wir können auf solche Erfahrungen hinweisen. Die eine betrifft eine Zucht, die wir 1910 von einem Züchter übernahmen, der bereits fünf Generationen hindurch die dunkelsten Exemplare zur Nachzucht ausgewählt hatte. Aus einem schwarzen Pärchen erhielten wir 1911 die bisher nicht erwähnte Zucht L1, bestehend aus nur schwarzen Männchen und atra- und eremita-Weibchen, also wahrscheinlich die Kombination BB (CX)  $\times$  Bb (CX) (CX). Die Nachkommenschaft starb aber leider vollständig aus. Die Exemplare dieser Zucht waren aber ganz ungewöhnlich groß und zwar die Weibchen im Durchschnitt 26,7 mm Flügellänge bei einer Variationsbreite von 21—30 mm. Der zweite analoge Fall bezieht sich auf die Männchen der nach schwarz hin selektierten Zuchten P 2, 4. 6. Sie zeigen die ungewöhnliche Größe (Variationsbreite) von 19 (18,5—20,5), 18,3 (16,5—19), 19 (17—21) mm. Hier liegt also doch vielleicht ein Problem vor, das weiter verfolgt werden sollte.

Es ist wohl klar, daß es a priori viel wahrscheinlicher ist, daß die Eigenschaft, die mit der Schwarzmutation korreliert ist und selektionswichtig ist, physiologischer Natur ist. Man könnte an größere Widerstandskraft gegen Krankheiten denken, größere Begattungslust, Frucht-

barkeit. Dies sind Dinge, die einer physiologischen Erforschung zugänglich sind, die u. E. nunmehr die genetische Erforschung des Problems ablösen sollte. Vielleicht könnte da als Fingerzeig die oft hervorgehobene Tatsache dienen, daß die Ausbreitungszentren der melanistischen Mutation in den Industriegebieten liegen. Es ist wohl nicht schwer verständlich, daß ein relativ geringer Vorteil von Selektionswert gerade hier bedeutungsvoll sein könnte, da gerade hier die Eingriffe des Menschen in das Gleichgewicht der Natur durch Zerstörung der Wälder usw. am größten sind. Dabei ist vielleicht im Auge zu behalten, daß in solchen Gegenden die Waldbäume, vor allem die Nadelhölzer, stark unter der Wirkung der schwefligen Säure, vielleicht auch anderer Verunreinigungen der Luft leiden. Sollten vielleicht die melanistischen Formen besser den veränderten Ansprüchen an den Darmkanal ihrer Raupen angepaßt sein?

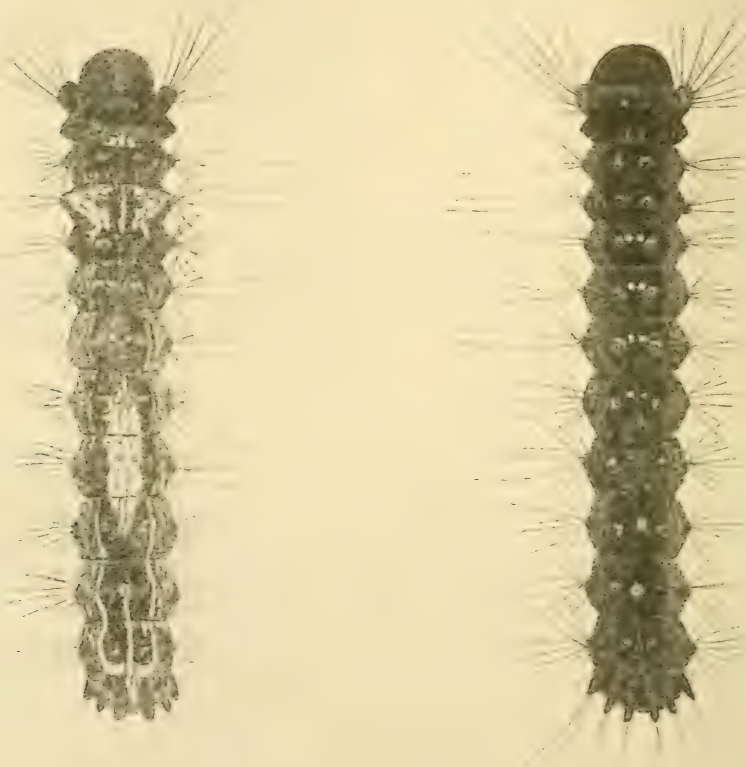
Zum Schluß sei noch darauf hingewiesen, daß in unseren obigen Tabellen oft bemerkt werden mußte, daß die Zahl der homozygoten weißen Männchen hinter der Erwartung zurückblieb. Sollten sie eine größere Sterblichkeitsrate haben? Auch diese Spur könnte vielleicht auf die richtige Fährte führen.

### VIII. Die schwarzen und weißen Raupen der Nonne.

Es ist den Entomologen bekannt, daß bei der Nonne häufig schwarze, melanistische Raupen vorkommen, nebst Übergängen von den dunkeln zu den typischen hellen. In Textfigur 2 (siehe Seite 160) ist je eine typische und eine melanistische Raupe nebeneinander gestellt. Es war natürlich wünschenswert, festzustellen, ob dieser larvale Melanismus irgendwie dem der Falter korreliert ist und wie er vererbt wird. Das Resultat ist, daß der Raupenmelanismus auf einem unabhängig mendelnden dominanten Erbfaktor beruht. Der erste Punkt geht z. B. aus folgenden Tatsachen hervor: N 10 a enthält nur schwarze Raupen, die Falter spalten in alle Helligkeitstypen. Auch M 27 enthält nur schwarze Raupen, die Falter spalten in BB : 2 Bb : bb. N 11 a enthält zur Hälfte schwarze, zur Hälfte helle Raupen. Sie wurden isoliert gezüchtet und beide Gruppen ergaben die gleiche Spaltung der Falter. M 84 enthält nur die dunkelsten Faltertypen (alle mit CX). Die Raupen spalten 1 : 1, wie sie das aber auch bei den verschiedensten Kombinationen tun, denen der Faktor CX fehlt. Zweifellos wird also der larvale und der imaginale Melanismus nicht korreliert vererbt.

Was nun die Vererbung des Raupenmelanismus durch einen einfachen dominanten Mendelfaktor betrifft, so wird sie durch folgende Tatsachen bewiesen (wir bezeichnen den Faktor mit P):

1. Aus den Faltern aus zwei schwarzen Raupen, die sich als PP und Pp erwiesen, wird die Zucht N 10 a erhalten. Sämtliche Raupen



a b  
Fig. 2. a typische, b melanistische Nonnenraupe.

sind schwarz.  $F_2$  daraus kann entweder nur schwarze Raupen enthalten ( $PP \times PP$  oder  $PP \times Pp$ ), oder eine Spaltung in 3 schwarze : 1 helle zeigen ( $Pp \times Pp$ ). Ersteres war der Fall in der  $F_2$ -Zucht M 27, letzteres in der kleinen Zucht M 88 mit 5 schwarzen, 2 weißen Raupen.



2. Die Zucht N 11 a bestand zur Hälfte aus schwarzen (26), zur Hälfte aus weißen (19) Raupen. Die Kombination muß also gewesen sein  $Pp \times pp$ , somit alle schwarzen (zu denen wir hier immer die mittelschwarzen zählen, da die Dominanz nicht ganz vollständig ist) heterozygot  $Pp$  sein.  $F_2$  daraus zeigt dies in der Tat, nämlich  $F_2$  aus schwarzen Raupen N 11 a ( $Pp \times Pp$ ):

M g	16	schwarze	6	weiße
M v	23	"	5	"
M w	11	"	4	"
M l	61	"	29	"

Sa. 111 schwarze 44 weiße = ca. 3 : 1.

$F_2$  aber aus je einem Falter aus schwarzer und weißer Raupe muß Spaltung 1 : 1 ergeben. Dies ist in der einzigen  $F_2$  dieser Kombination vorhanden, nämlich:

M 73 15 schwarze, 14 weiße.

3. Alle anderen Kombinationen zwischen Faltern aus schwarzen mit solchen aus weißen Raupen ergaben nach Erwartung das Verhältnis 1 : 1. Es sind die Kombinationen  $Pp \times pp$ :

Nr.	Mutter aus Raupen der Zusammensetzung	Vater aus Raupen der Zusammensetzung	Schwarze Raupen	Weiß Raupen
M a	weiß $pp$	schwarz $Pp$	27	26
M r	"	"	25	21
M 4	"	"	35	31
M 10	"	"	34	45
M 29	schwarz $Pp$	weiß $pp$	47	39
M 31	"	"	39	50
M 32	"	"	49	40
M 33	"	"	24	16
M 47	"	"	16	14
M 59	"	"	10	7
M 60	"	"	17	25
M 65	"	"	58	45
M 69	"	"	27	23
M 70	"	"	17	27
M 84	"	"	36	23
			461	482

Damit kann auch dieser Punkt als aufgeklärt gelten.

## Zitierte Literatur.

- Alexander, W. B., 1912, Further experiments in the cross-breeding of two races of the moth *Acidalia virgularia*. Proc. R. Soc. 83.
- Bateson, W. and Punnett, R. C., 1911, The inheritance of the peculiar pigmentation of the Silky fowl. Journ. of Genetics I.
- Bowater, W., 1914, Heredity of melanism in Lepidoptera. Journ. of Genetics 3.
- Bridges, C. B., 1915, Non-disjunction as Proof of the Chromosome Theory of Heredity. Genetics I.
- Pearl, R., 1912, The mode of inheritance of fecundity in the domestic fowl. Journ. Exp. Zool. 13.
- Prout, L. B. and Bacot, A., 1909, On the cross-breeding of two races of the moth *Acidalia virgularia*. Proc. R. Soc. 81.
- Punnett, R. C., 1915, Mimicry in Butterflies. Cambridge.
- Schroeder, Chr., 1908, Literatur — experimentelle und kritische Studien über den Nigrismus und Melanismus. Zschr. wiss. Insekt. Biol. Bd. 4.
- Seiler, J., 1914, Das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Lepidopteren. Arch. Zellf. 13.
- Standfuß, M. 1896, Handbuch der palaearktischen Großschmetterlinge. Jena.

## Tafelerklärung.

### Tafel 6.

#### Linke Hälfte:

1. Reihe: Weiße Weibchen bb vom helleren Typ (wohl mit aa) aus M 32, 52, 21.
2. Reihe: dgl. dunklerer Typ (wohl mit Aa und AA) aus M q, M 21.
3. Reihe: stark gezeichnete Weibchen Bb, typisch, aus M 11.
4. Reihe: dgl. Plustyp (wohl mit AA) aus M 52 und M 35.
5. Reihe: Gebänderte Weibchen BB-Typus aus M 2.
6. Reihe: dgl. Plustyp (wohl mit AA) aus M 32.

#### Rechte Hälfte:

1. Reihe: düstere Weibchen bb (CX) Typus aus M sch.
2. Reihe: dgl. Plustyp. (AA) aus M a, M 1.
3. Reihe: eremita-Weibchen Bb (CX) hellster Typ. (aa?) aus M a, M sch.
4. Reihe: dgl. mittlerer Typ. (Aa?) aus M 84.
5. Reihe: dgl. dunkler Typ. (AA?) aus M 84, M sch.
6. Reihe: atra-Weibchen BB (CX) aus P<sub>2</sub>, P<sub>3</sub>, M 84.

### Tafel 7.

#### Linke Hälfte:

1. Reihe: Weiße Männchen bb heller Typ. (aa) aus M d.
2. Reihe: dgl. mittlerer Typ. (Aa) aus M d.
3. Reihe: dgl. dunkler Typ. (AA) aus M 21, M 52.
4. Reihe: gebänderte Männchen Bb heller Typ. (aa?) aus M 9.

5. Reihe: dgl. dunkler Typ. (AA? und Aa) aus M 52.
6. Reihe: grauschwarze Männchen (BB) heller Typ. (aa) aus M 5.
7. Reihe: dgl. dunkler Typ. (Aa und AA) aus M 2.

Rechte Hälfte:

1. Reihe: stark gebänderte Männchen bb (CX) (cX). Der Typ mit hellen Vorderflügeln, dunkeln Hinterflügeln aus M sch.
2. Reihe: dgl. Typus aus M 55.
3. Reihe: dgl. dunkler Typ. (AA?) aus M 39.
4. Reihe: Schwarze und fast schwarze Männchen Bb (CX) (cX) aus P 6.
5. Reihe: Schwarze Männchen BB (CX) (cX) aus M 84.
6. Reihe: Tiefschwarze Männchen Bb (CX) (CX) oder BB (CX) (CX) aus P 4.

Tafel 8.

Vollständige Serie der Weibchentypen der Zucht P 1, deren Spaltung alle sechs Typen ergibt. Die Serie zeigt kontinuierliche Übergänge von weiß bis schwarz.



## Kleinere Mitteilungen.

### Zum Begriff der Scheinvererbung.

Von Friedrich Alverdes (Halle a./S., Zool. Institut).

(Mit 3 Figuren.)

(Eingegangen am 1. Juni 1920.)

Man unterscheidet nichterbliche und erbliche Variationen, je nachdem es sich um solche handelt, die durch äußere Faktoren, oder um solche, welche auf genotypischer Grundlage entstanden sind. Diese Unterscheidung bringt Klarheit in eine Reihe verwickelter Fragen; sie darf jedoch immer nur mit einem gewissen Vorbehalt angewendet werden, was — wie mir scheinen will — nicht von allen Autoren genügend beachtet worden ist. Die folgenden Zeilen mögen dazu dienen, die genannten Begriffe sowie einige andere in der Vererbungslehre gebräuchliche einmal von einer anderen Seite aus zu beleuchten, als dies vielfach üblich.

Sämtliche Möglichkeiten eines Biotypus, auf äußere Einflüsse zu reagieren, fassen wir nach Woltereck als seine Reaktionsnorm zusammen. Auch die extremsten „nichterblichen“ Variationen müssen genotypisch begründet sein; denn sie würden nicht erscheinen können, wenn sie nicht innerhalb der Reaktionsnorm lägen. So betrachtet, trifft die Unterscheidung: erbliche — nichterbliche Eigenschaften das Wesen der Sache nicht.

Trotz mancher Schwankungen ist an einem bestimmten Ort die Lebenslage meist weitgehend konstant; eine an demselben befindliche, von einem Untersucher näher ins Auge gefaßte Population wird daher auch ein im allgemeinen konstantes Verhalten aufweisen. Unter solchen Umständen ist der Untersucher nicht im Zweifel, welche Vorkommnisse er bei seinem Material als „normal“ und welche er als „abnorm“ bezeichnen soll. Bei züchterischer Analysierung der Population läßt sich des weiteren konstatieren, daß ein Teil der „Anomalien“ erblich, ein anderer Teil dagegen nichterblich ist. Die nichterblichen Anomalien sind auf das Konto der Schwankungen der Lebenslagefaktoren zu setzen. (Ich sehe hier von der Möglichkeit ab, daß qualitative und quantitative Schwankungen auch durch die Wirksamkeit polymerer Faktoren hervorgerufen werden können.)

Die Vermutung, daß es sich bei mancher Anomalie nur um eine durch die Lebenslage hervorgerufene „nichterbliche“ Abweichung handelt, ist durch vielfache Versuche bestätigt worden. Unser Forscher möge seine Versuchsobjekte durch mehrere Generationen hin\* unter künstlichen Bedingungen halten, um dieselben später wieder in das natürliche Milieu zurückzusetzen. Dann wird er konstatieren können, daß nur diejenigen Generationen eine Abweichung von der Norm zeigen, welche während einer sensiblen Periode von der veränderten Lebenslage getroffen wurden (falls nicht etwa durch die Bedingungen des Experimentes eine Mutation erfolgte oder der Einfluß dieser Bedingungen sich noch bei den späteren Generationen in Form einer allmählich abklingenden Nachwirkung geltend macht). Diese Erscheinung, daß ein Merkmal sich mehrere Generationen hindurch zeigt (solange nämlich die betreffenden Organismen unter dem Einfluß veränderter äußerer Bedingungen stehen), hat man wohl als falsche Erbllichkeit oder Scheinvererbung bezeichnet.

Hierher gehören auch diejenigen Fälle, wo durch einen Parasiten eine krankhafte Abänderung des Organismus hervorgerufen wird. Gallen bei Pflanzen gelten als „nichterbliches Merkmal“. Nun reagieren aber nur gewisse Pflanzenarten durch Gallenbildung und zwar nur auf den Stich bestimmter Insekten. Bei anderen Pflanzen erfolgt niemals eine derartige Reaktion. Es stellt sich somit heraus, daß die Fähigkeit, einen bestimmten Reiz durch Gallenbildung zu beantworten, bei der betreffenden Artengruppe eine erbliche Eigentümlichkeit ist; ob hier die Reaktion erfolgt oder nicht, hängt davon ab, ob der adäquate Reiz (der Insektenstich, ein äußerer Faktor) auftritt. Auch die Nichtbeantwortung des Reizes, welche wir bei denjenigen Arten finden, die zur Gallenbildung nicht imstande sind, ist eine für diese erbliche Eigentümlichkeit. Der Unterschied zwischen den gallenbildenden und nichtgallenbildenden Pflanzenarten ist eine Differenz in der Reaktionsweise (also eine genotypische Verschiedenheit); der Unterschied wird nicht etwa gebildet durch das Vorhandensein und Fehlen eines „äußeren Merkmals“ (der Gallen). Denn dieses „Merkmal“ fehlt ja auch denjenigen Individuen gallenbildender Arten, welche zufällig nicht von einem Insekt gestochen wurden. Mithin kann das Merkmal: „nichtgallenbildend“ hervorgerufen werden 1. durch Fehlen der zu einer solchen befähigenden genotypischen Grundlage und 2. trotz Vorhandenseins der entsprechenden Reaktionsnorm durch Fehlen des auslösenden äußeren Faktors (des Insektenstichs).

Der Begriff der Scheinvererbung ist daher zu beschränken auf die Übertragung der reizsetzenden äußeren Ursache, also auf die Übertragung der Parasiten von einer Generation auf die andere; nicht angewendet werden darf er jedoch zur Bezeichnung der Erscheinung, daß das Reaktionsergebnis bei aufeinander folgenden Generationen sich als gleich erweist. Ebenso kann man mit Plate von Scheinvererbung sprechen bei der Übertragung artfremder oder selbstproduzierter Stoffe auf die Nachkommenschaft.

Nachdem wir die an dem einen Standort vorgefundene Population der uns interessierenden Art genau analysiert haben und nachdem es gelungen, durch das Experiment den Phänotypus des Untersuchungsmaterials in nicht-erblicher Weise (sei es bezüglich Färbung oder Gestalt) zu verschieben, wenden wir uns der Population eines anderen Standortes zu. Hier stellt es sich vielleicht heraus, daß sich das für den erstuntersuchten Standort gefundene Zahlenverhältnis zwischen „normalen“ und „abnormen“ Individuen umkehrt, daß hier also diejenigen Vorkommnisse überwiegen, welche an dem erstbesprochenen Standort als „Aberrationen“ galten. Es ergibt sich somit, daß „normal“ und „abnorm“ relative Begriffe sind, gültig nur für einen bestimmten Standort oder für eine bestimmte Lebenslage. Damit fällt zugleich Licht auf die eingangs erwähnten Begriffe der „erblichen“ und „nichterblichen“ Variationen.

Ein äußeres Merkmal kann bei konstant bleibender genotypischer Beschaffenheit einer Linie in vielen Fällen nur dann in jeder Generation auftreten („sich vererben“), wenn die Lebenslage gleich bleibt. Treten jedoch hinsichtlich der letzteren Änderungen auf, so geschieht es oft, daß ein bisher konstantes äußeres Merkmal in den weiteren Generationen verschwindet. Dieser Befund besagt natürlich noch nichts über die genotypische Beschaffenheit der betreffenden Nachkommenschaft. Es besteht die Möglichkeit, daß durch die Milieuänderung eine Mutation erfolgte, dann hätte also der Genotypus eine Änderung erfahren. Oder es handelt sich um eine Modifikation (Baur); dann wäre die ursprüngliche genotypische Beschaffenheit beibehalten worden. Mit den Begriffen „erbliche“ und „nichterbliche“ Eigenschaft richten wir also hier nichts aus; entscheidend ist lediglich, ob der Genotypus in den aufeinander folgenden Generationen gleich oder nichtgleich ist. Einen gewissen praktischen und insbesondere didaktischen Wert wird man allerdings der Unterscheidung in „erbliche“ und „nichterbliche“ Variationen deshalb nicht absprechen können; weil die Änderungen der Lebenslagefaktoren nicht selten schwer meßbarer Natur sind, und dann die Erbllichkeit resp. Nichterblichkeit für uns zunächst das einzig Greifbare darstellt. Dies darf uns jedoch nicht abhalten, die genannte Unterscheidung stets nur als eine vorläufige anzusehen.

Durch Milieuänderungen kann also einerseits ein äußeres Merkmal zum Verschwinden gebracht werden, andererseits kann aber auch ein bisher unbekanntes Merkmal im Phänotypus neu erscheinen. Wirkt nun der äußere Einfluß nicht nur auf eine Generation ein, sondern hält die Änderung der Lebenslage eine Zeitlang an, so daß auch die folgende und vielleicht noch eine weitere Generation das neue Merkmal zeigt, so sprechen manche Autoren von falscher Erbllichkeit oder Scheinvererbung. Nur im Falle, daß die neue Lebenslage dauernd konstant bleiben sollte, so daß die phänotypische Abänderung sich ebenfalls als durch viele Generationen konstant erweist, und vorausgesetzt, daß die letztere zugleich eine größere Anzahl



von Individuen betrifft, wird die Systematik geneigt sein, eine solche Variation nicht mehr als etwas Abnormes aufzufassen, sondern ihr den Rang einer Varietät (eventuell einer Standortmodifikation) zubilligen.

Sehen wir in dem von uns untersuchten Material eine rein phänotypische Abänderung entstehen, so werden wir demnach dieser Erscheinung weniger gerecht, wenn wir konstatieren, es sei eine „nichterbliche“ Eigenschaft aufgetreten, als wenn wir aussagen, der Genotypus sei unverändert geblieben, aber die Lebenslage habe sich verschoben. Ebenso ist der Ausdruck „erbliche Abänderung“ durch den schärferen Begriff der „genotypischen Änderung“ zu ersetzen (wie dies auch neuerdings in vielen Arbeiten geschieht). Denn das Bild einer erblichen Abänderung kann einerseits dadurch entstehen, daß die Lebenslage sich für dauernd ändert und dadurch statt der einen Modifikation konstant eine andere auftritt; andererseits kann einer erblichen Abänderung eine Änderung des Genotypus (eine Mutation) zugrunde

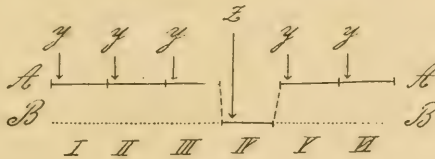


Fig. 1.

liegen. Von einer Generation auf die andere wird also nur die Reaktionsnorm, die genotypische Beschaffenheit übertragen. Was aus dem gegebenen genotypischen Material wird, entscheidet sich auf Grund der jeweils einwirkenden äußeren Faktoren (Johannsen, Woltreck, Baur). Damit wird die Frage nach der „Vererbung erworbener Eigenschaften“ abgelöst durch ein ganz anderes Problem: durch welche äußeren Faktoren kann die Reaktionsnorm, der Genotypus einer Rasse resp. Art verändert werden?

An Hand einiger Schemata sei das hier Angeführte nochmals erläutert. Fig. 1 stelle das Auftreten einer Modifikation in einem genotypisch einheitlichen Material dar. Auf die 1. bis 3. Generation wirkt die Lebenslage  $y$ ; dadurch wird ihr Phänotypus in die Richtung  $AA$  gebracht. Die Summe der ein jedes Individuum beeinflussenden äußeren Faktoren sei jeweils durch den Pfeil  $y$  dargestellt. (Hier kann der Umstand vernachlässigt werden, ob diese Faktoren sämtlich während der ganzen Lebensdauer wirken müssen oder ob es genügt, daß der eine oder andere einmalig oder nur während einer sensiblen Periode auftritt.) Die römischen Ziffern geben die aufeinander folgenden Generationen an. In der 4. Generation möge sich ein neuer Faktor zu den bisher vorhandenen hinzugesellen; die Summe der dann wirkenden äußeren Faktoren sei durch den Pfeil  $z$  wiedergegeben. Durch diese Milieuänderung wird der Phänotypus aus dem Zustand  $AA$  in das Niveau  $BB$  ver-

schohen. Auf die 5. und die folgenden Generationen wirke die frühere Lebenslage  $y$  ein; hierdurch kehrt der Phänotypus sogleich wieder zu  $AA$  zurück.

Fig. 2 veranschaulicht einen Fall von Scheinvererbung. Zunächst verharrt der Phänotypus unter dem Einflusse der „normalen“ äußeren Bedingungen  $y$  im Zustande  $AA$ . Die 3. Generation findet die Lebenslage  $z$  vor und gerät hierdurch in den phänotypischen Zustand  $BB$ . Während der Entwicklung der beiden folgenden Generationen (der 4. und 5.) hält die Veränderung des Milieus an; deshalb bewahren sie den Phänotypus der 3. Generation. Auf die 6. Generation wirkt dann wieder die ursprüngliche Lebenslage  $y$  ein; diese Generation kehrt daher zu dem anfänglichen Phänotypus  $AA$  zurück. Was ist hier nun „echte“ Vererbung? Das Auftreten des Phänotypus  $AA$  unter dem Einfluß der Lebenslage  $y$  oder das Auftreten des Phänotypus  $BB$  unter dem Einfluß der Lebenslage  $z$ ? Offenbar handelt es sich in beiden Fällen um eine echte Vererbung; es wäre deshalb ein Fehler,

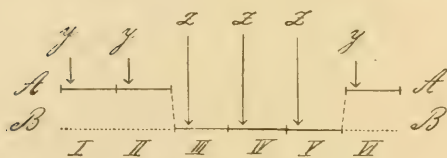


Fig. 2.

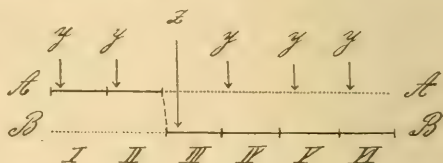


Fig. 3.

wollten wir dem einen Vorkommnis vor dem anderen den Vorrang geben und das eine als echte, das andere als falsche Vererbung bezeichnen.

Fig. 3 gibt das Erscheinen einer Mutation wieder. Während der Entwicklung der 3. Generation macht sich auch hier plötzlich ein neuer äußerer Faktor geltend, so daß die Summe der Lebenslagefaktoren nicht mehr wie vordem  $y$ , sondern  $z$  beträgt. Dadurch wird der Phänotypus aus dem Niveau  $AA$  nach  $BB$  gedrängt. Daß diese Änderung der äußeren Erscheinung eine erbliche ist, erweist sich durch Untersuchung der 4. und der folgenden Generationen, deren Aussehen trotz Wiederkehr der alten Lebenslage  $y$  den neuen Zustand  $BB$  beibehält.

Es erübrigt sich, weitere Schemata aufzustellen, durch welche etwa eine Nachwirkung (Baur) oder eine fakultativ-identische Vererbung (Haecker) veranschaulicht wird. Bei der Darstellung der Nachwirkung wäre wiederzugeben, wie durch die Lebenslage  $z$  sich der Phänotypus von  $AA$  nach  $BB$  verschiebt. Die Rückkehr in den früheren Zustand  $AA$  wird dann trotz Wiederauftretens der alten Lebenslage  $y$  nicht sogleich in der folgenden Generation, sondern nur stufenweise während mehrerer Generationen erreicht.

Die fakultativ-identische Vererbung wäre in der Weise darzustellen, daß die Lebenslage  $z$  in der einen Generation den bisherigen Phänotypus  $AA$

in *BB* umwandelt. In der folgenden Generation würden dann die Reize *a*, *p*, *q* usw. (welche auf normale Individuen vom Phänotypus *AA* keinen Einfluß gewinnen können) den Phänotypus des einen Individuums in die Linie *CC*, des anderen Individuums nach *DD* usw. verschieben. Bei einigen Exemplaren würde wieder der Phänotypus *BB* erscheinen, falls dieselben während ihrer Entwicklung (sensiblen Periode) zufällig von Reizen getroffen werden, welche sie dieses Niveau einnehmen heißen.

### Kann eine quantitative Fluktuation von Erbfaktoren von wesentlicher Bedeutung für die Artbildung sein?

Von Dr. F. Lenz, Privatdozent für Hygiene an der Universität München.

(Eingegangen am 4. 10. 20.)

Goldschmidt<sup>1)</sup> hat bei seinen bahnbrechenden Untersuchungen über die Geschlechtsbestimmung bei Schwammspinnern gefunden, daß die verschiedenen Rassen des Schwammspinners sich auch in den geschlechtsbestimmenden Erbfaktoren etwas unterscheiden; und zwar entfalten diese Faktoren eine verschiedene quantitative Wirksamkeit. In analoger Weise hat er gefunden, daß gewisse Zeichnungselemente der Schwammspinnerraupen sich durch Annahme einer Anzahl nur quantitativ etwas verschiedener einander homologer Erbeinheiten („multipler Allelomorphe“) erklären ließen. Schon früher hat Cuénot die verschiedenen Grade der Scheckung von Mäusen auf diese Weise zu erklären gesucht, und Castle, der den Scheckungsgrad von Ratten durch Selektion verändern konnte, so daß er schließlich fast rein weiße Tiere und aus diesen umgekehrt wieder fast ganz schwarze erhielt, huldigte früher ähnlichen Vorstellungen. Goldschmidt, der ein Anhänger der Darwinschen Selektionstheorie ist, der aber zugleich die verbreitete Ansicht teilt, daß die Vorstellungen, wie sie die moderne Mendelforschung entwickelt hat, einer artumgestaltenden Wirksamkeit der Auslese keine genügende Handhabe böten, meint durch die Hypothese der quantitativen Fluktuation der Erbfaktoren zugleich der Selektionstheorie die Wege zu ebnen.

Eine kurze Zusammenfassung von Goldschmidts Hypothese findet sich in seiner „Einführung in die Vererbungswissenschaft“ auf S. 388: „Wenn nun ein Faktor eine Substanz ist, der das Attribut einer bestimmten Quantität zukommt, so ist diese Quantität ebenso einer gewissen Fluktuation

<sup>1)</sup> Goldschmidt, Prof. Dr. R., Die quantitative Grundlage von Vererbung und Artbildung. Heft 24 der Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik der Organismen. 163 S. Mit 28 Abb. im Text. Berlin 1920. Springer. 38 M.



unterworfen wie irgend eine andere Quantität, die der Körper erzeugt oder entwickelt. Die Fluktuation eines Erbfaktors ist aber natürlich auch erblich. Steht nun diese Quantität mit der Geschwindigkeit einer lebenswichtigen Reaktion in Verbindung, dann kann sie auch das Objekt einer erfolgreichen Selektion sein. In der Tat glauben wir, daß dies ein Weg der Artbildung ist, dem größere Bedeutung zukommt als Mutation und Faktorenrekombination.“

Diese Hypothese bedeutet natürlich einen scharfen Gegensatz gegen die im Anschluß an Johannsen ziemlich allgemein angenommene Lehre, daß Selektion innerhalb reiner Linien keine typenverschiebende Wirkung habe. „Somit läßt sich durch Selektion von Plus- und Minusquanten eines Faktors seine Quantität, theoretisch zunächst unbegrenzt, verschieben“ (Grundlage“, S. 130). Aber auch mit den Grundvorstellungen, welche sich die meisten modernen Biologen im Anschluß an die Ergebnisse der experimentellen Erblchkeitsforschung gebildet haben, ist die Goldschmidtsche Hypothese unvereinbar. Man ist bekanntlich dazu gekommen, einen scharfen Unterschied zwischen erblichen und nichterblichen Abweichungen eines Organismus aufzustellen. Ist nun die Goldschmidtsche „Fluktuation“ eines Erbfaktors erblich oder nichterblich? Goldschmidt selber sagt in dem angeführten Abschnitt, daß sie „natürlich“ erblich sei. Aber streng erblich kann sie doch nicht sein, weil ja der Faktor voraussetzungsgemäß der Fluktuation unterworfen ist. Eine bestimmte Quantität des Faktors als solche kann also nach Goldschmidts Voraussetzungen nicht eigentlich erblich sein. Auch würde ja nach Goldschmidt jede solche Änderung bei Selektion im Laufe der Generationen reversibel sein. Der scharfe Unterschied zwischen erblichen und nichterblichen Abweichungen, zwischen solchen, die irreversibel sind und solchen, die es wenigstens im Laufe von Generationen doch sind, müßte also in der Konsequenz von Goldschmidts Vorstellungen fallen, obwohl er selber diesen Unterschied „eine unabänderliche logische Konsequenz aus dem Begriff Vererbung“ nennt (S. 127). Damit wäre aber die Grundlage der modernen Mendelschen Erblchkeitslehre in die Luft gesprengt. Bevor wir aber einen so revolutionären Schluß ziehen, tun wir meines Erachtens gut, die Goldschmidtsche Hypothese genauer zu analysieren.

Zunächst fragt es sich, was unter dem Worte quantitative Fluktuation eines Erbfaktors eigentlich zu verstehen sei. Wir sind unter dem Eindruck der modernen Mendelexperimente mit ihren reinlichen Spaltungen zu der Vorstellung gekommen, daß eine Erbeinheit ein morphologisches Gebilde von bestimmter Struktur sei; denn wenn eine Erbeinheit nicht morphologisch, sondern nur chemisch bestimmt wäre, so wäre eine reinliche Spaltung wohl kaum vorstellbar. Ein morphologisches Gebilde von bestimmter Organisation kann aber natürlich nicht beliebig quantitativ zu- oder abnehmen. In der Tat stellt Goldschmidt sich denn auch die Erbfaktoren ohne bestimmte

morphologische Struktur, sondern rein chemisch vor. „Ein Faktor ist nicht eine platonische Idee oder aristotelische Entelechie oder ein mystisch-undefinierbares Gen, sondern ist eine bestimmte Quantität einer bestimmten aktiven Substanz, wahrscheinlich eines Enzyms, die allen physikalischen und chemischen Gesetzen für solche Substanzen unterworfen ist“ (S. 128). Unter dieser Voraussetzung wären also zweierlei Änderungen eines Erbfaktors möglich, erstens eigentlich qualitative, d. h. Änderungen seiner chemischen Konstitution, und zweitens bloß quantitative je nach der größeren oder geringeren Menge der betreffenden chemischen Substanz. Eine solche Änderung der Menge ist es offenbar, die Goldschmidt mit seiner Fluktuation eines Erbfaktors meint.

Wenn man sich nun vorzustellen sucht, wie die bestimmte Quantität der chemisch vorgestellten Erbfaktoren durch die Generationenfolge erhalten bleiben kann, so kommt man meiner Ansicht nach in große Schwierigkeiten. Goldschmidt schreibt zwar, daß er sich über den „Mechanismus der Übertragung abgestimmter Quantitäten“ kurz fassen könne („Grundlage“ S. 31). Er stellt sich die Chromosome als ein „kolloidales Skelett“ vor, „das bei jedem Teilungsvorgang der Zelle den Gesamtschatz der Erbenzyme des Kerns adsorbiert und somit überträgt“. „Jedes Enzym wird in einer durch seine eigenen Eigenschaften wie denen des kolloidalen Skeletts festgelegten Quantität adsorbiert und damit der quantitativ wie qualitativ genau identische Ausgangspunkt für die Entwicklung geschaffen“ (S. 32). „Genau identisch“ dürfte übrigens nach G.s Voraussetzungen der Ausgangspunkt schwerlich sein können, da die Erbfaktoren ja der „Fluktuation“ unterworfen sein sollen. Aber auch eine annähernde Kontinuität der Quantität, wie sie diese Hypothese erfordern muß, macht meiner Ansicht nach unter den Voraussetzungen dieser Hypothese Schwierigkeiten. Wenn auf dem Wege gewöhnlicher mitotischer Zellteilung aus einer Zelle zwei werden, so muß doch auch die Quantität der darin enthaltenen Enzyme zunehmen, wenn auch vielleicht nicht relativ zur Zellmasse, so doch sicher absolut. Die Kontinuität der Quantität müßte also zu einer Kontinuität der Konzentration werden. Von der Aufrechterhaltung einer absoluten Menge kann jedenfalls keine Rede sein. Auch die Aufrechterhaltung der Konzentration kann nicht von der Natur des Enzyms abhängig sein, denn dieses wurde ja gerade bei verschiedener Quantität doch als chemisch identisch vorausgesetzt. Die Kontinuität der Konzentration kann also allein von der Beschaffenheit der Chromosome als der Träger der Erbenzyme abhängig sein. Daraus folgt aber, daß die Unterschiede von Rassen, die nach G. sich nur durch die verschiedene Quantität desselben Erbfaktors unterscheiden würden, letzten Endes nicht durch die Menge des gerade vorhandenen Enzyms, sondern durch die Konstitution der Chromosome bedingt sein müßten. Ich sehe da keinen Ausweg.

Noch deutlicher wird das vielleicht, wenn wir die Verhältnisse der Spaltung nach Kreuzung verschiedener Rassen betrachten. Quantitativ ver-

schieden abgestufte Erbfaktoren verhalten sich nach G. ja wie multiple Allelomorphe. Erfahrungen über multiple Allelomorphe von quantitativ verschiedener Wirksamkeit gaben ja gerade den Anlaß zur Aufstellung der Hypothese. Wenn nun in einem heterozygoten Tier zwei solcher Erbfaktoren von starker quantitativer Verschiedenheit vereinigt sind, so spalten in den Nachkommen diese nach G. wieder derart auseinander, daß ihre ursprüngliche „Quantität“ wenigstens annähernd — nämlich abgesehen von neuer „Fluktuation“ — erhalten bleibt. So deutet G. ja z. B. seine Schwamm-spinnerkreuzungen. Diese Kontinuität der Quantität kann nun nicht einfach dadurch bedingt sein, daß eben eine bestimmte Menge vorhanden war und keine andere. Denn dann würden zwei „Erbenzyme“, die vor der Kreuzung z. B. in den Mengen  $20 + 80$  vorhanden waren, in der Spaltung kein anderes Resultat ergeben können, als wenn anfangs zwei Enzyme z. B. in der Menge  $50 + 50$  vorhanden gewesen wären. Die Kontinuität der Quantität kann also letzten Endes ausschließlich nur durch Unterschiede des Chromosomen-gerüsts, d. h. nach G. nicht der „Erbenzyme“ bedingt sein. Die verschiedene Quantität der Enzyme müßte vielmehr lediglich Folge der Unterschiede der Chromosome sein, und es würde noch nicht einmal ausgemacht sein, daß diese Unterschiede der Chromosome nur „quantitativer“ Art wären, sondern es wäre auch ganz gut denkbar, daß chemische Unterschiede (nach G. also qualitative) quantitative Wirkungen hätten. Ob aber quantitativ oder qualitativ, jedenfalls wären die Erbfaktoren in den Chromosomen zu suchen und nicht in den „Erbenzymen“. Auch auf diesem Wege muß man also meines Erachtens dazu kommen, sich die Erbeinheiten als morphologisch organisiert und nicht als rein chemisch konstituiert vorzustellen. Die Tatsache reiner Mendelspaltungen spricht meiner Ansicht nach eindeutig gegen eine bloß chemische Bestimmtheit der Erbeinheiten. Daß die Erbeinheiten auch chemisch verschieden sind und daß sie verschiedene chemische Wirkungen haben, soll natürlich nicht bestritten werden. Ähnliche Argumente gegen eine rein chemische Auffassung der Erbeinheiten hat übrigens schon Nägeli vorgebracht.

Aber auch wenn wir von diesen Konsequenzen absehen und uns so weit wie möglich auf den Boden der G.schen Hypothese zu stellen suchen, so würden daraus doch nicht die Folgerungen für die Artbildung sich ergeben, welche er zu sehen meint. G. hält die quantitative Fluktuation der Erbfaktoren als Handhabe der Selektion für wichtiger als die Mutation und die Kombination von Erbfaktoren (d. h. früherer Mutationen). Es ist aber G. natürlich selber nicht entgangen, daß die quantitative Fluktuation der Erbfaktoren, wenn sie auch „theoretisch zunächst unbegrenzt“ fortschreiten könnte, praktisch doch in ihren Möglichkeiten sehr begrenzt sein würde. Die chemische Konstitution der Erbfaktoren würde ja auf diese Weise nicht geändert werden können. Und da G. ja die Erbfaktoren als chemisch charakterisierte Enzyme auffaßt, so würde auch nicht ein einziger Erb-



faktor auf diese Weise aufgebaut werden können. Das Problem der Artbildung besteht aber im wesentlichen gerade darin, wie man den so ungemein komplizierten Aufbau der Erbmasse der Organismen erklären könne. Daher kann Goldschmidts Verschiebungshypothese nicht als geeignete „quantitative Grundlage von Vererbung und Artbildung“ angesehen werden.

Goldschmidts Hypothese fällt meines Erachtens im Kerne mit Weismanns Hypothese von der Germinalselektion, die dieser zur Erklärung ganz ähnlicher Tatsachenreihen verwandte, zusammen. Auch Weismann stellte sich vor, daß die Erbeinheiten unter Ernährungs- und anderen Einflüssen quantitativ zu- und abnehmen könnten, und daß die somatischen Folgen dieser „Germinalselektion“ (die eigentlich gar keine Selektion war) der „Personalselektion“ ihre hauptsächlichste Handhabe darböten. Auch Weismann hat die Schwierigkeit nicht zu überwinden vermocht, die darin liegt, daß auf diese Weise jedenfalls keine qualitativen Erbänderungen erklärt werden können. Aber auch selbst in rein quantitativer Hinsicht lag die Sache nicht so einfach, denn diese Hypothese brachte ein lamareckistisches Element in Weismanns sonst so antilamarckistische Lehre. Hier sollten z. B. Folgen besserer Ernährung usw. erblich sein, denn ob diese sich auf das Soma oder auf die Erbmasse beziehen, macht natürlich keinen entscheidenden Unterschied. Wachstum infolge besserer Ernährung ist eine Anpassungsreaktion, und die Folgen von Anpassungsreaktionen können nicht erblich sein, wie Weismann oft genug betont hat. Aber ihm waren die Konsequenzen in dieser Hinsicht nicht ganz klar. Auch in Goldschmidts Lehre bedeutet die Annahme einer „Fluktuation“ von Erbeinheiten einen lamareckistischen Rest; das Fehlen scharfer Grenzen zwischen erblichen und nicht erblichen Abweichungen, wie ich es oben als Konsequenz der G.schen Hypothese aufgezeigt habe, ist ganz charakteristisch für den Lamarckismus.

Im übrigen muß anerkannt werden, daß G. sich weitgehend von der lamareckistischen Lehre losgelöst hat. Er bezeichnet jetzt die Idee, „daß der Variabilität eines Außencharakters eine parallele Variabilität im Wesen des Keimplasmas entspreche“, als eine „Art von Mystizismus“ (S. 140). Nicht aber scheint er uns im Recht zu sein, wenn er meint, daß seine Hypothese „all die Schwierigkeiten aus dem Weg räumt, die die neuere Vererbungslehre in der Darwinschen Konzeption fand“, und zwar deshalb nicht, weil uns diese Schwierigkeiten zum größten Teil gar nicht vorhanden zu sein scheinen. Ich halte es durchaus nicht für richtig, wenn Goldschmidt auf S. 360 seines Lehrbuches sagt: „Faktorenlehre und Mutationslehre erfordern es, daß eine allmähliche Entstehung der Anpassungen durch Zuchtwahl nicht denkbar ist“. Mutationen müssen sich ja durchaus nicht immer äußerlich als große Sprünge darstellen, sondern wenn wir irgend eine Population untersuchen, so finden wir regelmäßig zahlreiche kleine („qualitative“ und „quantitative“) erbliche Unterschiede, die zunächst überhaupt gar nicht auffallen, die aber auch nach der Auffassung der strengen Mendelianer letzten Endes nicht anders als durch

Mutation und Faktorenkombination entstanden sein können. Für nicht richtig halte ich es auch, wenn Goldschmidt auf S. 360 seines Lehrbuches — allerdings wohl nicht in seinem Sinne, sondern in dem der „orthodoxen“ Mendelianer — sagt: „Die Anpassung muß als zufällige Mutation zuerst entstanden sein und nachträglich erst der Träger das Milieu aufgesucht haben, für das er die nötige Anpassung besaß. Augenlose Höhlentiere verloren nicht ihre Augen als Anpassung an das Leben im Dunkeln, sondern umgekehrt: solche, die durch zufällige Mutation die Augen verloren hatten, konnten in Höhlen einwandern, wozu sehende Tiere keine Neigung hätten“. Das scheint mir keineswegs eine Konsequenz des Mendelismus zu sein. Daß zufällig augenlos gewordene Tiere nachträglich in Höhlen einwandern und sich dort ernähren könnten, erscheint mir geradezu ausgeschlossen. Dagegen können Tiere, die in dunklen Höhlen leben und ihre Augen nicht brauchen, auch nach Verlust derselben fortbestehen. Die Ausbildung des so ungemein komplizierten Sehorgans wäre für diese ja ein Luxus, und folglich können Defektmutationen in dieser Hinsicht sehr wohl sogar einen Erhaltungsvorteil haben: und daß Defektmutationen an allen Organen gar nicht so selten vorkommen, ist wohl ein Schluß, den die bisherigen Erfahrungen über Mutationen sehr nahe legen. Das ist mit der von G. als „orthodox“ bezeichneten Mendelschen Erblchkeitslehre ohne weiteres vereinbar. Der Mendelianer ist daher auch keineswegs gezwungen, die Stammesentwicklung durch zufälligen Ausfall von Hemmungsfaktoren zu erklären („Quantitative Grundlage“ S. 128). Wenn G. auf S. 360 der „Einführung“ im Sinne der „orthodoxen“ Mendelianer schließlich sagt: „Die Zuchtwahl wird also auf das Erhalten günstiger, die Austilgung ungünstiger Faktorenkombinationen beschränkt“, so genügt das als Basis der Selektionstheorie meines Erachtens vollauf. Jeder Organismus beruht ja in seiner erblichen Bedingtheit auf einer Faktorenkombination: wenn die Selektion diese also entweder erhält oder austilgt, so entscheidet sie damit in sehr wesentlicher Beziehung über die ganze Erbkonstitution der Organismen. Wir Neodarwinisten — ich glaube im Sinne gar nicht so weniger, wenn auch mit Rücksicht auf in der Herrschaft befindliche Modeströmungen meist vorsichtig schweigender Forscher zu sprechen — können also mit dem derart umrissenen Wirkungsbereich der natürlichen Auslese durchaus zufrieden sein, und wir empfinden daher auch nicht das Bedürfnis nach einer Erweiterung des Bereiches der Auslese durch Einführung quantitativer Fluktuation von Erbfaktoren.

Ich habe Goldschmidts reichhaltige und dankenswerte Arbeit deshalb so ausführlich besprochen, weil sie Grundprobleme, wenn nicht das Grundproblem der Lehre vom Leben behandelt. Schade ist, daß stellenweise durch etwas magische Ausdrucksweise die Verständlichkeit beeinträchtigt ist, ohne daß der äußere Erfolg der Schrift dadurch wesentlich gesteigert werden dürfte. „Morphologische Differenzierung ist Wachstum verbunden mit der Produktion von Mannigfaltigkeit“ (S. 19). „Die abnorme Kombination im

Rhythmus zweier unabhängiger, aber in bezug auf das Endresultat ineinandergreifender Differenzierungsvorgänge zeigt uns hier in ihrem merkwürdigen Resultat, daß die richtige quantitative Konstellation im Differenzierungsrhythmus tatsächlich das Wesen der Vererbung ist“ (S. 27). „Das Massengesetz der Reaktionsgeschwindigkeiten ist eines der Grundgesetze der Vererbung“ (S. 32).

Auf Einzelheiten möchte ich nicht eingehen. Mehr beiläufig möchte ich nur einer abweichenden Ansicht über einen Einzelpunkt Ausdruck geben. Goldschmidt sagt auf S. 106 von den Schwammspinnerrauen: „Von einer biologischen Bedeutung des Zeichnungstypus, also etwa Schutzfärbung oder dergleichen, kann keine Rede sein“ (S. 106). Nach meiner immerhin nicht ganz kleinen Erfahrung auf diesem Gebiete werden Raupen, die offen dasitzen und grelle Farbmuster zur Schau tragen, von Vögeln regelmäßig verschmäht. Goldschmidt selbst berichtet, daß die Schwammspinnerrauen zu den ungenießbaren gehören und nur von den wenigsten Vögeln verzehrt werden. Nun lassen sich die Vögel aber bei der Nahrungssuche ganz überwiegend vom Gesichtssinn leiten, und ich bin überzeugt, daß die Zeichnung der Schwammspinnerrauen mit ihren lebhaft roten und blauen Flecken den Vögeln diese als widrig erkennbar macht. Ich glaube überhaupt nicht, daß es viele Zeichnungsmuster von Tieren gibt, welche keine biologische Bedeutung haben. Irgendwie beeinflussen Unterschiede der Zeichnung und Färbung eben bei allen Insekten die Erhaltungswahrscheinlichkeit. Auch sind die „ungenießbaren“ Arten ja niemals absolut geschützt, sondern es gibt alle Übergänge zwischen diesen und den genießbaren.

---



## Referat.

**Ostenfeld, C. Hansen.** Kindannelse uden befrugtning og bastarddannelse hos nogle Kuryblomstrede samt disse forholds betydning for *formernes constans*. Aarsskrift 1919 Kgl. Veterin. og Landbohøjskole. Kjøbenhavn p. 207—219; 1 Fig.

Verf. gibt in dieser Abhandlung im allgemeinen ein für weitere Kreise berechnetes Résumé über die Apogamie bei Kompositen, an deren Aufklärung er ja selbst so großen Anteil hat. Von neuen Ergebnissen seiner Studien führt er zunächst an, daß auch *Antennaria decipiens* und *A. rosea* apogam sind und sich jedenfalls wie *A. alpina* verhalten werden. Vor allem aber erwähnt er Untersuchungen an *Hieracium tridentatum*, die freilich noch nicht abgeschlossen sind. Diese Spezies gehört zur Sectio „*Archhieracium*“, also zu jenen, bei denen man nach Rosenbergs Funden Ooapogamie wird erwarten dürfen. Vor einigen Jahren erhielt er nun zufällig nach Kastration von einem Individuum genannter Spezies unter 153 Keimlingen einen, der ganz abweichend aussah. Erneute Samenaussaat nach Kastrieren dieses Exemplars, nachdem es selbst Blüten gebildet hatte, ergab, daß die neue Form sich konstant „vererbt“ hatte. Daraufhin prüfte Verf. das Erbliehkeitsverhalten von *Hieracium tridentatum* in größerem Umfange und erhielt von 1107 Keimpflanzen 4 „Abweicher“. Sie wurden nach Heranwachsen wieder kastriert und ihre Samen getrennt ausgesät. Über das Resultat wird später berichtet werden.

Verf. nennt wie üblich die „neuen“ Individuen Mutationen. Und hier sieht man so recht, wie sehr sich dieser Ausdruck zurzeit schon „in Auflösung befindet“. Denn bei den apogamen Hieracien handelt es sich doch eigentlich um „Klone“ und die „Vererbung“ muß hier unter gleichen Gesichtspunkten wie bei Bakterien oder Pilzen betrachtet werden, die sich ungeschlechtlich fortpflanzen. Bei diesen aber beginnt man den gerügten Terminus schon durch eindeutigere zu ersetzen.

Von hohem Interesse wird es sein, *Hieracium tridentatum* zytologisch zu prüfen. Dann wird man auch sehen, ob z. B. wie bei andern Hieracien vielleicht aus Form oder Zahl der Chromosomen sich Anzeichen für einen Bastardcharakter der Spezies ergeben.

In einem Schlußabschnitt der Abhandlung setzt Verf. noch eingehend auseinander, daß der „Polymorphismus“ einer „Sammelart“ durch Apogamie in irgend einer Form sich besser als durch sexuelle Vermehrung erhalten läßt. Das ist seit Strasburgers Tagen aber schon genugsam diskutiert worden, so daß Ref. hier nicht noch eingehender darauf zurückzukommen braucht.

G. Tischler.

## Weitere phänogenetische Untersuchungen an Farbenrassen.

Von **V. Haecker**, Halle a. S.

(Eingegangen am 27. August 1920.)

In den verflossenen beiden Jahren sind hier einige weitere Untersuchungen ausgeführt worden, welche z. T. die divergierende Entwicklung korrespondierender Rassenmerkmale, also den eigentlichen Gegenstand der Phänogenetik behandeln, z. T. durch eine möglichst genaue morphologische und chemisch-physiologische Differentialdiagnose oder, wie man vielleicht sagen kann, Phänanalyse der verschiedenen Varianten derselben Haupteigenschaft zunächst einmal die Unterlagen für die spätere entwicklungsgeschichtliche Verfolgung liefern sollen. Da die Veröffentlichung dieser Arbeiten sich hinauszögern wird, so soll hier kurz über ihre wesentlichen Ergebnisse berichtet werden.

Das erste von uns phänogenetisch behandelte Objekt waren die **schwarze und die weiße Rasse des Axolotls** gewesen<sup>1)</sup>. Pernitzsch hat nachgewiesen, daß der Albinismus (genauer: Albinoidismus oder extremer Akromelanismus) im wesentlichen auf Wachstumsverhältnissen, nämlich auf einer Verlangsamung und schließlich Sistierung der mitotischen Teilungsvorgänge der im Korium gelegenen Pigmentzellen (Melanophoren und Xanthophoren) beruht. Es stellte sich jedoch später heraus<sup>2)</sup>, daß auch die epidermalen Pigmentzellen ein paralleles Verhalten zeigen und zwar konnte bei schlupffreien Embryonen mit großer Wahrscheinlichkeit gezeigt werden, daß diese Chromatophoren bei der dunklen Rasse durch Verwandlung und Teilung „pigmentierter Epidermiszellen“ entstehen, d. h. stark dotterhaltiger und später stark

---

<sup>1)</sup> Haecker, Zeitschr. Ind. Abst., Bd. 8, 1912, S. 42; Bd. 14, 1915, S. 260. — Pernitzsch, Arch. mikr. An., Bd. 82 (I), 1913.

<sup>2)</sup> Haecker, Biol. Zentralbl., Bd. 36, 1916.

pigmentierter Zellen, welche in der embryonalen Epidermis ziemlich gleichmäßig verteilt und als zurückgebliebene „Hautkeimzellen“ anzusehen sind: daß dagegen bei der hellen Rasse diese Hautkeimzellen auf mitotischem Wege in gewöhnliche, dotterlose und pigmentarme Epidermiszellen aufgeteilt werden. Welcher Art die Korrelation ist, die augenscheinlich zwischen der Entwicklung der korialen und derjenigen der epidermalen Pigmentzellen besteht, ob etwa von der Epidermis als solcher oder von den Stellen stärkster Teilungsintensität teilungserregende Reizstoffe im Sinne Haberlandts auch an das Korium abgegeben werden, konnte noch nicht ermittelt werden<sup>1)</sup>.

W. Schnakenbeck<sup>2)</sup> hat nunmehr durch längere Beobachtung der einzelnen Zellen am lebenden Objekt endgültig nachgewiesen, daß die beiden Rassen, abgesehen von der durch Pernitzsch nachgewiesenen verschiedenen Vermehrungstätigkeit der korialen Pigmentzellen, hauptsächlich noch in zwei Punkten verschieden sind: 1. bezüglich des Schicksals der Hautkeimzellen (pigmentierten Epidermiszellen), insofern diese bei der hellen Rasse in stärkerem Maße „aufgeteilt“ und nur in geringer Zahl zu epidermalen Pigmentzellen umgebildet werden; 2. durch ein verschiedenes Schicksal der aus den Hautkeimzellen hervorgehenden epidermalen Pigmentzellen, insofern diese sich bei der hellen Rasse weniger stark vermehren und in größerem Umfang zugrunde gehen, während sie bei der dunklen Rasse sich stärker vermehren und in größerer Zahl erhalten bleiben.

Da in den letzten beiden Jahren kein Laich aus schwarzer Reinzucht ( $DD \times DD$ ) erhalten wurde (unsere 1904 begründeten, in den letzten 6—8 Jahren ohne Bluterneuerung fortgeführten Zuchten zeigen neuerdings eine sehr verminderte Fruchtbarkeit), so waren die Untersuchungen durchweg an Abkömmlingen von  $DR \times DR$ - und  $DR \times RR$ -Paaren angestellt worden, so daß im ersteren Fall nicht von vornherein feststand, ob eine dunkle Larve ein  $DD$ - oder  $DR$ -Individuum war. Jedenfalls waren aber die große Mehrzahl der untersuchten Tiere  $DR$ -Individuen und die große Variabilität, welche hinsichtlich des zahlenmäßigen Verhältnisses der epidermalen und korialen Pigmentzellen besteht, war mit großer Wahrscheinlichkeit darauf zurückzuführen, daß

<sup>1)</sup> V. Haecker, Entwicklungsgesch. Eigenschaftsanalyse (Phänogenetik), Jena 1918 (im folgenden als „Phän.“ zitiert). Vor ein ähnliches Problem sah sich neuerdings Herbst bei seinen Salamander-Untersuchungen gestellt (Abh. Heidelb. Ak. Wiss., math.-nat. Kl., 7. Abh., Hdlb. 1919, S. 27).

<sup>2)</sup> Die Arbeit wird in dieser Zeitschrift erscheinen.



durch Kreuzung die normalerweise vorhandene Korrelation zwischen der Entwicklung beider Formelemente gelockert wird. Weitere Untersuchungen sollen über diesen Punkt Aufklärung schaffen.

Die phänogenetische Untersuchung der Zeichnungsverhältnisse älterer Axolotl<sup>1)</sup> konnte bis jetzt nicht weitergeführt werden. Es sei aber bemerkt, daß inzwischen C. Ph. Sluiter<sup>2)</sup> beim Riesensalamander (*Megalobatrachus*) und bei Reptilien (*Draco*, *Lycosoma*) einen ähnlichen Zusammenhang zwischen Zeichnung und Hautwachstumsrhythmus gefunden hat, wie er beim Axolotl beobachtet wurde.

Der für den Albinismus zu führende Nachweis<sup>3)</sup>, daß jedenfalls beim Menschen zwei Typen, eine autonome, ausgesprochen mendelnde und eine auf allgemein degenerativer Grundlage beruhende, korrelativ gebundene und unregelmäßig sich übertragende Form, auftreten, ließ es wünschenswert erscheinen, außer dem Melanismus der dunkeln Axolotl-Rasse auch andere Fälle von Melanismus phänogenetisch oder wenigstens zunächst phänanalytisch zu untersuchen, da ja der Melanismus hinsichtlich seiner Verbreitung unter allen Farbenanomalien dem Albinismus am nächsten kommt. Es lag nahe, an den **Melanismus der Schmetterlinge** zu denken, da ja gerade hier sehr viele vererbungsgeschichtliche Daten vorliegen. F. Dyckerhoff<sup>4)</sup> hat eine größere Anzahl von homozygotischen und heterozygotischen Melanisten von *Agria tau* untersucht, welche teils aus den Standfußschen Zuchten, teils aus denen von Herrn H. Huemer in Linz a. D. stammten (im ganzen 11 ♂ und 10 ♀ der Form *ferenigra*, 13 ♂ und 10 ♀ von *melaina*, 5 ♂ und 4 ♀ von *Weismanni*), ferner die *albingensis*-Form von *Cymatophora*, welche wir z. T. der Güte von Herrn Prof. Hasebroek in Hamburg verdanken, und endlich zum Vergleich eine größere Anzahl anderer Melanisten, die von Herrn Dr. Staudinger-Banghaas bezogen wurden. Die Ergebnisse waren in kurzem folgende: Der Melanismus ist speziell bei *Agria tau* mit Abänderungen im morphologischen Bau der Schuppen verbunden und zwar sind diese Abänderungen in zwei Richtungen gelegen: 1. nimmt die auch normalerweise vorhandene Unregelmäßigkeit der Schuppen mit der Verdunkelung zu, und 2. treten bei einigen mela-

<sup>1)</sup> Phän., S. 90 f., 282 f.

<sup>2)</sup> Kon. Ak. Wetensch. Amsterd., Verslag van 27. III. 1920, Deel 28. Vergl. auch R. Goldschmidts Unters. bei Schmetterlingen (Vortr. u. Aufs. Entw. Mech., Heft 24, Berlin, 1920, S. 76).

<sup>3)</sup> V. Haecker, Mediz. Klinik, 1918, Nr. 40.

<sup>4)</sup> Die Arbeit wird in dieser Zeitschrift erscheinen.

nistischen Typen neue Schuppenformen auf, die der Normalform fehlen<sup>1)</sup>. Die melanistischen ♀♀ zeigen im allgemeinen unregelmäßigere und fremdartigere Schuppenformen als die ♂♂.

An frischem Material wurde ferner die Zahl und der Bau der Sinnesorgane der Fühler und Lippentaster (speziell bei Melanisten von *Lymantria monacha*), die Pigmentierung der Augen (bei *Lymantria* und *Cymatophora*), sowie in frühen Puppenstadien von *Cymatophora* die bei Zutritt von Sauerstoff erfolgende Umfärbung der Hämolymphe (Melanose) untersucht und mit der Normalform verglichen. In keiner dieser Richtungen zeigten sich Unterschiede gegenüber der letzteren und es ist also bemerkenswert, daß die einzige, bisher für den Melanismus des Schuppenkleides nachweisbare Korrelation ebenfalls eine Eigenschaft der Schuppen betrifft und daß auch diese Beziehung nur bei einem Teil der Individuen, z. T. nur innerhalb einer einzigen Zucht, auftritt. Der Melanismus der Schmetterlinge darf also wohl hinsichtlich seiner Ungebundenheit und seiner in den meisten Fällen sehr klaren Erblchkeitsverhältnisse dem autonomen Albinismus an die Seite gestellt werden.

Es sei hier die Abbildung eines der von Standfuß<sup>2)</sup> beschriebenen „infizierten“ (zwittrigen) *melaina*-Exemplare eingeschaltet, die ich unter freundlicher Vermittlung von Frau Professor Standfuß und Herrn Privatdozent Dr. Ackerknecht-Zürich der Liebenswürdigkeit des Besitzers, Herrn Lehrer P. Weber-Zürich, und des Herrn Photographen E. Linck-Zürich verdanke<sup>3)</sup>. Die Darstellung bei Standfuß ist nicht vollkommen klar, aber aus dem Wortlaut und Zusammenhang geht zweifellos hervor, daß in seinen Kreuzungszuchten sowohl homozygotische (und heterozygotische) *melaina* und *ferenigra*-♀♀ auftraten, in deren Flügeln die Schuppen der weiblichen Normalform eingesprenkt waren (s. Abb.), als auch rezessive (extraktive) normale ♀♀, welche eine „Infektion“ von Seite der *mutatio melaina* und *ferenigra* zeigten.

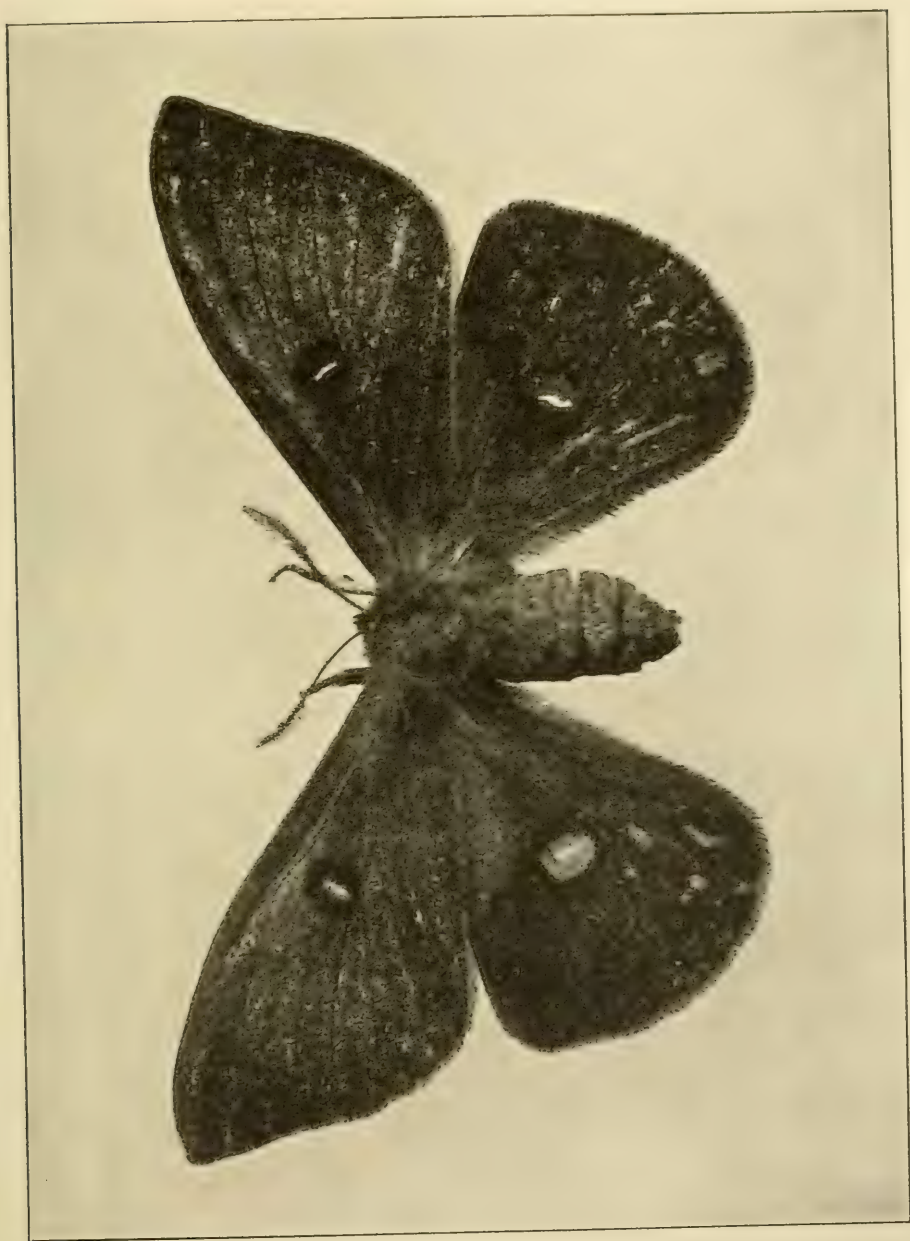
Mit der Phänogenetik der **Farbenrassen der Hühner** hat sich E. Ladebeck beschäftigt. Die ursprüngliche Aufgabe bestand darin, zu untersuchen, inwieweit die von Gortner, Spöttel und Lloyd-Jones gefundenen Unterschiede zwischen alkalischwerlöslichen „Melaninen“ i. e. S. und alkalilöslichen „Melanoproteinen“<sup>4)</sup> auch bei

<sup>1)</sup> Außer dem gewöhnlichen Typus (spatelförmige Schuppen mit 2—4 Zacken am Vorderrand) besaßen je 2 ♂♂ und ♀♀ von *ferenigra* eine Schuppenform mit nach oben umgekrempften Seitenrändern, je 2 ♂♂ und ♀♀ von *melaina* (diese sämtlich aus der Standfußschen Zucht) eine Form mit sehr langen, haarförmigen Fortsätzen und 3 ♂♂ und 4 ♀♀ von *ferenigra*, sowie je 2 ♂♂ und ♀♀ von *Weismanni* Schuppen mit sehr kräftigen und breiten Eckzacken.

<sup>2)</sup> Iris, Dresden, Bd. 24, 1910, S. 160.

<sup>3)</sup> Die genaue Aszendenz des betreffenden Exemplars war nicht mehr festzustellen.

<sup>4)</sup> Phän., S. 96, 112.



„Infiziertes“ (zwittriges) *melaina*-Individuum von *Aglia tau*.



Hühnern bestehen, nachdem schon K. Paul<sup>1)</sup> in einer aus äußeren Gründen nicht zum Abschluß gelangten Arbeit gezeigt hatte, daß auch sonst in der Vogelwelt beide Typen nebeneinander vorkommen.

Die mikroskopische Untersuchung ergab speziell beim Bankivahuhn, daß im Gegensatz zu den Tauben keine scharfen Unterschiede zwischen den beiden Pigmenttypen auftreten. Allerdings war im allgemeinen, wie bei allen Haushuhnrasen, das Pigment der dunkelbraunen und schwarzen Federn und Federnteile vorwiegend stäbchenförmig bis ellipsoidisch, das der rotbraunen und roten Stellen überwiegend feinkörnig und das der gelben Stellen unregelmäßig geballt, sehr feinkörnig oder diffus, aber sowohl in der Farbe als in der Form treten beim Bankivahuhn alle Übergänge auf. Ähnliches fand sich bei den dem Bankivahuhn in der Farbe nahestehenden rebhuhnfarbigen Italienern hinsichtlich der Form der Pigmentkörner, während in bezug auf ihre Farbe die Unterschiede etwas stärker hervortreten und die Übergänge nicht ganz so gleitend sind. Ganz anders verhalten sich einige hochgezüchtete Farbenrasen. Bei den roten Sussexs und noch mehr bei den roten Rhodeländern fehlen die Farbenübergänge nahezu vollkommen und besonders bei den letzteren sind die Körner auch bezüglich der Form scharf geschieden: schwarzes, ellipsoidisches bis kugeliges Pigment und hellrotbraunes, feinkörniges stehen einander scharf gegenüber<sup>2)</sup>.

Ganz entsprechend ist das Verhalten der Pigmente der einzelnen Rassen gegenüber Lösungsmitteln. Kocht man z. B. die roten Federn der Sussexs oder Rhodeländer kurze Zeit mit 2% KOH, so entsteht eine rotbraune Lösung, während bei gleicher Behandlung der dunkelbraunen bis schwarzen Stellen das Lösungsmittel, ähnlich wie z. B. bei den schwarzen Minorkas, nur einen schwach gelblichen Schein zeigt. Bei den Italienern und noch mehr beim Bankivahuhn ist dagegen der Unterschied viel geringer, indem hier auch die dunkel pigmentierten Schwungfedern eine gelbe bzw. braune Färbung geben. Es kann gezeigt werden, daß diese Färbung nicht von einer größeren Beimengung roten Pigments, sondern von einer leichteren Löslichkeit des braunen Pigments herrührt. Es ergibt sich also, daß die Gortnersche Unter-

---

<sup>1)</sup> Phän., S. 112, Anm.

<sup>2)</sup> Bemerkenswert ist, daß nach den Erfahrungen der Hühnerzüchter bei Rhodeländern schwarz an Hals, Schwingen und Schwanz die Intensität und Beständigkeit der roten Farbe vorteilhaft beeinflußt (P. Trübenbach).

scheidung zwischen Melaninen und Melanoproteinen sich wenigstens für die primitiveren Hühnerrassen nicht scharf durchführen läßt und daß überhaupt das Verhältnis zwischen der schmutziggelb-schwarzbraunen „Melanin“-Reihe und der hellgelb-rotbraunen „Melanoprotein“-Reihe weniger einfach ist, als man zuerst annehmen konnte. Mancherlei Fragen erheben sich hier ohne weiteres, die sich auf die Entstehung der roten Rassen aus mischfarbigen bzw. braunen Stammformen, auf die Erscheinungen der kontinuierlichen und diskontinuierlichen Entwicklung und auf die Modifikabilität der Pigmentfarben beziehen, vor allem die Frage, ob man daraus, daß eine Form diskontinuierlich von der Stammform verschieden ist und bei Kreuzungen ein ausgeprägt alternatives Verhalten zeigt, ohne weiteres, wie vielfach geschieht, auf eine mutative Entstehung schließen darf.

Weitere rassengeschichtliche und phänogenetische Untersuchungen gerade der Hühner werden in dieser Hinsicht wichtige Aufschlüsse bringen. Hier möchte ich noch ganz kurz einen anderen Zusammenhang berühren. Der Vergleich der geographischen Unterarten vieler alt- und neuweltlichen Vogelspezies läßt deutlich erkennen, daß durch die Wirkungen des Klimas die Lipochrome, die rötlichen und rostfarbigen „Melanoproteine“ und die eigentlichen Melanine verschieden rasch beeinflußt werden. Bei der von warmen, feuchten Gegenden (Himalayagebiet, nördliches Südamerika) ausgehenden Verbreitung lebhaft, dunkel und satt gefärbter Vogelarten nach dem Norden verschwinden offenbar am frühesten die gelben Bein-, Schnabel- und Augenlipochrome, während sich ein anderes Lipochrom, das Karminrot mancher Finkenarten, allerdings bis in den höchsten Norden erhält. Das zentralasiatische Steppenklima, vermutlich der Faktor Trockenheit, beeinflußt offenbar die eigentlichen Melanine in höherem Maße als die Melanoproteine, während bei der Ausbreitung längs der feuchten pazifischen und atlantischen Küstengebiete der alten Welt bis in den hohen Norden die Melanine gut erhalten bleiben und umgekehrt die Melanoproteine offenbar unter der Wirkung der Kälte, gegen die arktische Zone hin früher verschwinden. Infolgedessen bleibt im hohen Norden vielfach auf weißem Grunde eine auffallend „harter“ Zeichnung übrig, weil die rötlichen Pigmente des Federrandes oder der hellen Querbinden verschwinden, dagegen die schwarzbraunen Melanine der Schaftmitte oder der dunkeln Binden erhalten bleiben (nordsibirische und nordkanadische Formen des Birkenzeisigs oder Leinfinks [*Acanthis linaria*], Jagdfalke, Schneeeule). Es kann also zwischen Melaninen und

Melanoproteinen ein ähnlicher Schizochroismus<sup>1)</sup> vorkommen, wie zwischen Melaninen und Lipochromen. und so eröffnet sich die Möglichkeit, durch genauere Verfolgung dieser Verhältnisse näheres über den Verlauf und die zeitlichen Verhältnisse idiokinetischer Klimawirkungen und über den Weg der Ausbreitung mancher Vogelarten zu ermitteln. Wir hoffen, darüber bald weiteres berichten zu können.

Halle a. S., August 1920.

<sup>1)</sup> Phän., S. 106, 124, 130.



# Die Nachkommenschaft aus amphimiktisch und apogam entstandenen Sporen von *Chara crinita*.

Von Alfred Ernst.

(Eingegangen 18. Oktober 1920.)

Im nachfolgenden möchte ich die Resultate von Kulturversuchen mitteilen, welche die Richtigkeit einiger Thesen beweisen dürften, die ich 1915 an der Jahresversammlung der schweizerischen botanischen Gesellschaft ausgesprochen und seither in zwei Publikationen<sup>1)</sup> wiederholt habe. Sie betreffen die Fortpflanzungsverhältnisse von *Chara crinita*.

Es ist mir, wie ich mitteilte, gelungen, lebendes Material dieser diözischen *Chara*-Art von einem der wenigen Standorte zu bekommen, an welchen neben den sporenbildenden weiblichen auch männliche Individuen vorhanden sind. In der Kultur haben sich aus dem Pflanzenmaterial dieses Standortes, einem Teich auf der Gubacser Pußta bei Budapest, unerwarteterweise nicht zweierlei sondern dreierlei verschiedene Individuen isolieren lassen. Neben männlichen Pflanzen sind zweierlei weibliche Pflanzen vorhanden. Die einen weiblichen Pflanzen bilden befruchtungsbedürftige Oogonien, deren Eizellen nur nach Befruchtung Sporen bilden. Die anderen weiblichen Pflanzen erzeugen auch ohne Befruchtungsmöglichkeit Sporen, verhalten sich also durchaus gleich wie die sämtlichen weiblichen Pflanzen an der großen Mehrzahl aller Standorte von *Chara crinita*, an denen ausschließlich weibliche, spontan

<sup>1)</sup> Ernst, A., Experimentelle Erzeugung erblicher Parthenogenesis. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. Bd. 17. S. 203—250. 5 Textf. 1917.

Ernst, A., Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Eine Hypothese zur experimentellen Vererbungs- und Abstammungslehre. 665 S. 172 Abb. im Text und 2 Taf. G. Fischer, Jena. 1918.

sporenbildende Pflanzen vorkommen und männliche Pflanzen vollkommen fehlen.

Übergangsformen zwischen obligat befruchtungsbedürftigen und dauernd parthenogenetischen (ovoapogamen) Formen, also Pflanzen, welche ohne Befruchtung wenigstens in einem Teil ihrer Oogonien Sporen gebildet hätten, waren in diesem Material nicht vorhanden und sind auch seither bei der Weiterführung der Untersuchung nicht gefunden worden. Die zytologische Untersuchung hat vielmehr ergeben, daß zwischen den befruchtungsbedürftigen und den ovoapogamen Individuen ein Unterschied vorhanden ist, welcher das Vorkommen von Übergangsformen ohne weiteres ausschließt: die männlichen und die befruchtungsbedürftigen weiblichen Pflanzen haben die Chromosomenzahl 12, die apogamen Pflanzen dagegen 24, die ersteren sind also haploid, die letzteren diploid. Es liegt bei *Chara crinita*, nicht wie früher angenommen wurde, generative, sondern somatische Parthenogenesis gemäß der Winklerschen Bezeichnung vor, also diejenige Modifikation der Eientwicklung, welche nach dem Vorschlage Strasburgers nicht mehr als wirkliche Parthenogenesis, sondern als Ovo-Apogamie zu bezeichnen ist.

Auf Grund der Befunde über die Sporenbildung bei den beiden Formen weiblicher Pflanzen und ihre verschiedene Chromosomenzahl stellte ich in bezug auf die Nachkommenschaft von *Chara crinita* aus Zygoten und apogam entstandenen Sporen die folgenden drei Thesen auf:

1. Aus den durch Amphimixis entstandenen Zygoten der haploiden, befruchtungsbedürftigen weiblichen Pflanzen geht eine ausschließlich haploide Nachkommenschaft hervor, die sich ungefähr zur Hälfte aus männlichen, zur anderen aus weiblichen Pflanzen zusammensetzt.

2. Aus den apogam entstehenden Sporen der diploiden Pflanzen des Gubacser Teiches gehen wie aus den Sporen der Pflanzen von Standorten mit ausschließlich diploiden Pflanzen wiederum nur weibliche, apogam sporenbildende Pflanzen hervor.

3. Die Eizellen der diploiden und autonom sporenbildenden Pflanzen von *Chara crinita* sind nicht mehr befruchtungsfähig und bleiben auch in Gegenwart von männlichen Pflanzen mit reifen Antheridien stets unbefruchtet. Mit der Diploidie und der vermeintlichen Parthenogenesis ist bei *Chara crinita*, wie bei den ovoapogamen Angiospermen, ein völliger Geschlechtsverlust verbunden.

Auf Resultate von Keimungsversuchen mit Sporen verschiedener Entstehung konnte ich mich bei Aufstellung dieser Thesen noch nicht stützen. Sie lagen auch beim Abschluß der Manuskripte meiner Mit-

teilungen von 1917 und 1918 noch nicht in genügendem Umfange vor. Die in den Jahren 1914/15 vorgenommene Einzelaussaat mehrerer Tausend Zygoten und Parthenosporen ist fast ohne Resultate geblieben und erst nach langem und zeitraubendem Tasten und Probieren habe ich die Keimungs- und Kulturbedingungen soweit in die Hand bekommen, daß ich bei einigen Versuchsreihen 50—75 % der Sporen zur Keimung und von den Keimpflanzen 2/3 und mehr bis zur Fruktifikation gebracht habe. Das ist nun im Vergleich zu den Züchtungsversuchen mit vielen Angiospermen und hinsichtlich der Anforderungen, welche die experimentelle Vererbungslehre an die Ausnützung des Samenmaterials stellt, ein noch recht bescheidenes Ergebnis. Wem indessen der bisherige Stand experimenteller Fortpflanzungs- und Vererbungsstudien mit höheren Kryptogamen bekannt ist, wird es immerhin zu schätzen wissen.

Der Kürze und Übersichtlichkeit wegen will ich nur über drei Versuchsreihen berichten. Die erste derselben gibt auf indirektem Wege einigen Aufschluß über die Zusammensetzung der Population von *Chara crinita* im Gubacser Teich bei Budapest. Die zweite und dritte betreffen die Nachkommenschaft aus den Zygoten haploid befruchtungsbedürftiger Pflanzen und aus den Sporen der diploiden apogamen Pflanzen.

### 1. Untersuchungen über die Zusammensetzung der Population von *Chara crinita* im Gubacser Teich bei Budapest.

Aus dem erstmals im Juli 1913 aus Budapest erhaltenen lebenden Material von *Chara crinita* hatte ich je 10 ♂ und 10 ♀ Pflanzen isoliert und durch Stecklinge vermehrt. Von den weiblichen Pflanzen erwiesen sich in der Folge 8 als haploid und befruchtungsbedürftig, 2 als diploid und apogam. Einhundert am Standorte selbst gereifte Sporen wurden sorgfältig von den Pflanzen abgetrennt, nach Länge und Breite gemessen und im Oktober 1913 einzeln in Glasgefäße ausgesät. Das Resultat dieses ersten Keimversuches war bescheiden. Bis zum Februar 1916 entstanden vier Pflanzen: 1 ♂ apogam, 1 ♀ haploid, 2 ♂. Mit dem reichlichen Sporenmaterial, das von dem Rest jener ersten Pflanzensendung geerntet worden war, wurden im Winter 1915/16 eine große Zahl neuer Keimversuche angesetzt. Durch Vorbehandlung der Sporen wurde eine künstliche Unterbrechung der Keimruhe zu erzielen versucht. In Anwendung kamen die bekannten Methoden der Warmwasserbehandlung, der Einwirkung von Narcotica, organischer und anorganischer Säuren, Austrocknung, erhöhter Druck im nassen oder



trockenen Zustände, Konzentrationsänderungen der Kulturflüssigkeit, Frostwirkung. Im günstigsten Sinne haben bis jetzt Austrocknen und Gefrieren der Sporen gewirkt. Aus dem Sporenmaterial eines im März 1916 vorgenommenen kombinierten Gefrier- und Austrocknungsversuches wurden in der Folge aus drei Parallelkulturen in der Zeit vom 15. März bis 28. August 1916 insgesamt 128 Keimpflanzen erhalten und isoliert; 104 davon hielten sich bis nach der Bildung von Sexualorganen. Bis zum 13. Juli 1917 wurden von denselben 52 als ♂, 49 als ♀ haploid und 3 als ♀ apogam einwandfrei erkannt.

Am 14. November 1916 erhielt ich durch Dr. F. Filarszky in Budapest, dem ich in dieser Sache so viel zu verdanken habe, Sandproben von vier je 10 m auseinanderliegenden Uferstellen des Gubacser Teiches. Die vier Proben wurden zur Gewinnung von Keimlingen in Glasdosen gebracht und je eine größere Anzahl der nach und nach auftretenden Keimlinge in Einzelkultur genommen. Aus der Sandprobe der Uferstelle I wurden von den bis zum 19. Februar 1917 aufgetretenen Keimlingen 104 isoliert. Infolge ungünstiger Kulturbedingungen (mehrmalige direkte Besonnung im Warmhaus) gingen davon leider bis zum 12. Juli 1917 70 Pflanzen ein, auch der Rest der Pflanzen war dermaßen geschädigt, daß sie vor der Bildung der Sexualorgane abstarben. Günstige Resultate lieferten dagegen die Aufzuchtversuche mit Keimlingen aus dem Material der Sandproben II und III. Aus Probe II wurden 119 Pflänzchen isoliert. Am 12. Juli 1917 waren davon bereits 31 als ♀ befruchtungsbedürftig, 4 als ♀ apogam und 35 als ♂ erkannt worden. Bis zum 2. April 1919 kamen unter diesen Pflanzen insgesamt 46 ♂, 41 ♀ befruchtungsbedürftige und 8 ♀ apogame Pflanzen zur Feststellung; 24 Pflanzen waren im Laufe der Zeit ohne zu fruktifizieren eingegangen.

Aus Probe III wurden am 12. Dezember 1916 und 12. Januar 1917 insgesamt 102 Keimpflanzen isoliert, von denen im Verlaufe der Kultur 29 ♀ haploid, 1 ♀ apogam und 33 ♂ fruktifizierten: 39 waren auf verschiedenen Stadien der Entwicklung abgestorben. Probe IV, die stark mit verwesenden Pflanzen durchsetzt war, lieferte leider nur fünf Keimpflanzen, von denen in der Folge eine einging, 2 ♀ apogam, 1 ♀ befruchtungsbedürftig und 1 ♂ war.

Es wurden also in dieser Versuchsreihe 330 Pflanzen isoliert in Kultur genommen. Von den zur Fruktifikation gelangenden 162 Pflanzen waren 80 ♂, 71 ♀ befruchtungsbedürftig (haploid) und 11 ♀ apogam (diploid).

Von insgesamt 292 Pflanzen, die direkt dem Gubacser Teich entnommen worden waren oder aus dort entstandenen Sporen hervorgegangen, waren also 144 ♂, 129 ♀ haploid befruchtungsbedürftig und 17 ♀ diploid und apogam. Die apogamen Individuen machen also ca.  $\frac{1}{17}$  aller isolierten Pflanzen, oder ca.  $\frac{1}{8}$  der Gesamtzahl weiblicher Pflanzen aus. Dieses Zahlenverhältnis ist natürlich nicht einfach auf die Zusammensetzung der Population am Standorte selbst übertragbar, auch nicht auf das Zahlenverhältnis der dort alljährlich entstehenden Zygoten und apogam entstehenden Sporen. Beide Verhältnisse werden zwar Jahr für Jahr innerhalb recht weiter Grenzen veränderlich sein aber sich allmählich doch entschieden zu gunsten der apogamen Pflanzen verschieben. Ein Schluß auf das genetische Verhältnis der beiden weiblichen Formen scheint mir aus den erhaltenen Zahlen indessen schon jetzt möglich zu sein.

Bestände von *Chara crinita* mit ♂ Pflanzen sind von F. Filarszky, der schon 1893 eine Characeenflora von Ungarn herausgegeben und sich seither immer wieder mit Standorts-Untersuchungen beschäftigt hat, nur in diesem Gubacser Teich und in zwei ihm benachbarten, seither verschwundenen Tümpeln gefunden worden. Alle übrigen Standorte der Pflanze in der engeren und weiteren Umgebung Budapests weisen zusammen mit anderen, diözischen und monözischen *Chara*-Arten ausschließlich die diploide apogame Form von *Chara crinita* auf. Im Gubacser Teich, der außer *Chara crinita* keine anderen Charen enthält, ist ihre apogame Form zurzeit noch in starker Minderzahl. Da sich die apogamen weiblichen Pflanzen vor den haploiden durch eine viel reichlichere Sporenbildung auszeichnen (vergl. Ernst, 1918, S. 126), ist anzunehmen, daß sie dadurch offenbar befähigt sind, die letzteren an gemeinschaftlichen Standorten in verhältnismäßig kurzer Zeit zu verdrängen oder doch in Minderzahl zu versetzen. Will man also mit Hans Winkler<sup>1)</sup> annehmen, die diploid-apogame Form sei an diesem Standorte selbst aus der haploiden hervorgegangen — durch Verdoppelung der Chromosomenzahl in der Scheitelzelle weiblicher Pflanzen der haploiden Form oder durch Wiederverschmelzung zweier weiblicher Kerne bei der Keimung von Zygoten — so muß in Anbetracht des jetzigen Zahlenverhältnisses der beiden Formen dieser Entstehungsakt vor nicht allzu langer Zeit stattgefunden haben. Sicherlich kann er

<sup>1)</sup> Winkler, Hans, Verbreitung und Ursache der Parthenogenese im Pflanzen- und Tierreiche. Jena, Gustav Fischer. 1920. S. 9.

nicht so weit in die Vergangenheit zurückverlegt werden, damit die weitere Annahme Winklers (a. a. O. 1920, S. 9) gerechtfertigt würde, es seien von diesem Standorte aus alle anderen Standorte in der Umgebung von Budapest mit der apogamen Form besiedelt worden. Dem gegenüber wird mein auf Grund der Bastardierungshypothese gegebener Erklärungsversuch (vergl. 1918, S. 119), es sei die apogame Form von *Chara erinita* an diesem Standort erst vor kurzer Zeit entstanden oder (vermutlich durch Wasservögel) eingeschleppt worden, dem festgestellten Zahlenverhältnis eher gerecht.

## 2. Die Nachkommenschaft aus Zygoten haploid befruchtungsbedürftiger Pflanzen.

Um die Frage nach den Fortpflanzungsverhältnissen der Nachkommenschaft aus den durch Befruchtung und den apogam entstandenen Sporen beantworten zu können, wurden von einer Anzahl der 1913 vom Standorte erhaltenen und ebenso von einigen der im Institut aus Sporen hervorgegangenen männlichen und weiblichen Pflanzen auf vegetativem Wege Klone gezogen.

Über die Nachkommenschaft aus Zygoten haploid befruchtungsbedürftiger Pflanzen möchte ich orientieren an Hand der Resultate einer Versuchsreihe, die im April 1916 begonnen worden ist. Ableger von 4 ♀ befruchtungsbedürftigen Pflanzen (Nr. 129, 130, 136 vom Standortsmaterial 1913; befruchtungsbedürftige ♀ Pflanze Nr. 1 aus dem im Oktober 1913 eingeleiteten Keimungsversuch) wurden unterm 29. April und 4. Mai 1916 je zusammen mit Ablegern einer und derselben männlichen Pflanze (Nr. 144 vom Standortsmaterial 1913) in ca. 7 Liter fassende Aquarien gepflanzt und diese teils im Glashause, teils auf einer Terrasse mit Ostexposition aufgestellt. Die Bildung der Geschlechtsorgane begann in einigen Kulturen schon nach vier Wochen. Ende Juni waren die ersten Zygoten sichtbar, die Sporenbildung dauerte, sofern die männlichen Pflanzen noch Spermatozoiden lieferten, bis in den Spätherbst hinein. Da einzelne der früheren Keimungsversuche wahrscheinlich wegen zu frühzeitiger Sporenabnahme ergebnislos geblieben waren, wurde bei dieser Versuchsreihe die Einsammlung der Sporen erst vorgenommen, als die weiblichen Pflanzen der Kulturen abzusterben und die Sporen spontan abzufallen begannen. Am 28. Februar und 3. März 1917 wurden die Sporen einer jeden der 4 Versuchspflanzen gesondert in eine Glasdose mit 0,5 % Meersalzlösung verbracht und in 1 m Abstand von einem Ostfenster aufgestellt. Die Sporenaussaat erfolgte, nach verschiedener Vor-



behandlung der Sporen, am 31. Mai und 1. Juni desselben Jahres. Von jeder der 4 weiblichen Pflanzen wurden je 8 Kulturgläser mit 100 abgezählten, gutentwickelten Sporen beschickt und die Aussaaten an Orten mit verschieden starker Beleuchtung (Warmhaus, Ost-Terrasse, Ost- und Westfenster von Institutsräumen) aufgestellt. Während des ganzen Sommers 1917 traten keine Keimpflanzen auf. Nach den ersten leichten Frösten zu Anfang Dezember, die in den auf der Institutsterrasse aufgestellten Kulturen zu leichter Eisbildung führten, wurden die sämtlichen Kulturen dieser Versuchsreihe an den Westfenstern eines Institutskorridors bei ca. 8° C Temperatur überwintert. Ende Februar 1918 wurden die ersten Vorkerne sichtbar, ihre Anzahl nahm namentlich in den der Frostwirkung unterworfen gewesenen Kulturen rasch zu. Die entstandenen Keimpflanzen wurden im März und April den Keimgläsern entnommen und in Glaszylindern einzeln weiter kultiviert. Ende April kamen die sämtlichen Aussaat-Gläser wieder auf die Terrasse und lieferten bis zum Oktober 1918 noch wiederholt Keimpflanzen in kleinerer Zahl. In den Glaszylindern begannen die meisten isolierten Pflanzen etwa nach zwei Monaten mit der Bildung der Geschlechtsorgane, an einzelnen verzögerte sich die Fruktifikation bis zum Frühjahr 1919. An den weiblichen Pflanzen wurden je zwischen 500—3000 Oogonien gebildet, die ausnahmslos degenerierten und die früher beschriebene kreidige Verfärbung zeigten. Von jeder der 4 ♀ Pflanzen der Versuchsreihe sind in der nachfolgenden Übersicht die Ergebnisse der beiden besten Keimserien aufgenommen.

Weibliche Pflanze	Ver- suche	Zahl der Sporen	Keim- pflanzen	Weibliche Pflanzen (befruchtungs- bedürftig)	Männliche Pflanzen	Im sterilen Zustand ein- gegangen
1.) <i>Ch. cr.</i> B ♀ Nr. 1	a	100	77	22	36	19
	b	100	40	17	21	2
2.) <i>Ch. cr.</i> B ♀ Nr. 129	a	100	44	14	23	7
	b	100	61	24	29	8
3.) <i>Ch. cr.</i> B ♀ Nr. 130	a	100	44	28	8	8
	b	100	12	2	8	2
4.) <i>Ch. cr.</i> B ♀ Nr. 136	a	100	60	21	19	20
	b	100	74	25	31	18
		800	412	153	175	84

Aus 800 Zygoten dieser Versuchsreihe sind also 412 Keimlinge erhalten worden. Davon sind während der Kultur 84 vor der Bildung von Sexualorganen eingegangen, 153 Pflanzen fruktifizierten ♀ und 175 ♂. Aus diesem Ergebnis sind wohl zwei Schlüsse zu ziehen:

1. Unter den zur Bildung der Sexualorgane gekommenen 328 Pflanzen stehen die weiblichen zu den männlichen im Verhältnis von 100 : 114<sup>1)</sup>. Von einer geschwächten Fähigkeit zur Erzeugung des männlichen Geschlechtes kann also bei der haploiden, befruchtungsbedürftigen *Chara crinita* vorerst noch keine Rede sein. Andererseits möchte ich dagegen dem Umstande, daß in diesem Versuchsergebnis die männlichen Pflanzen sogar ziemlich zahlreicher sind als die weiblichen, keine größere Bedeutung beimessen. Wie die Teilergebnisse zeigen, wiegen in den einen Versuchen die männlichen, in anderen aber die weiblichen Pflanzen vor. Es ist zu erwarten, daß bei einem umfangreicheren Versuchsmaterial das Verhältnis sich mehr demjenigen von 100 ♀ : 100 ♂ annähern würde. Daß innerhalb der hier besprochenen Serie die männlichen Pflanzen vorwiegen, wird zum nicht geringen Teil damit zusammenhängen, daß diese in der Regel früher zur Fruktifikation kommen, ihr Geschlecht also im allgemeinen früher zur Feststellung gelangt, als dasjenige der weiblichen Pflanzen. Unter den im Verlaufe des Versuches eingegangenen 84 Pflanzen werden also vermutlich mehr Weibchen als Männchen enthalten gewesen sein.

Zweitens zeigt das Ergebnis dieser Versuchsreihe, daß aus den Zygoten, wenigstens bei Versuchsanstellung in diesem Umfange, keine apogamen Pflanzen hervorgehen. Die sämtlichen 153 ♀ Pflanzen dieser Versuchsreihe sind bis Frühjahr 1919 in Gläsern isoliert gezogen worden. Alle haben zum mindesten einmal reichlich Oogonien gebildet; die Sporenbildung ist bei Isolierung und unter konstant bleibenden Kulturbedingungen vollkommen unterblieben. Alle diese Pflanzen sind also wieder befruchtungsbedürftig und jedenfalls — was natürlich nicht direkt festgestellt worden ist — auch haploid. Einige derselben wurden mit ♂ Pflanzen derselben Herkunft oder mit Ablegern des verwendeten väterlichen Individuums (1913, Nr. 144) zur erneuten Zygotenbildung zusammen-

<sup>1)</sup> Das in einer früheren Publikation (Über Parthenogenese und Apogamie; Verhandlungen der Schweiz. naturf. Gesellschaft, 100. Jahresversammlung in Lugano, 1919, S. 40) angegebene Verhältnis von 100 weiblichen befruchtungsbedürftigen zu 110 männlichen Pflanzen bezieht sich auf die Ergebnisse dieses Versuches bis Ende 1918. Unter den erst 1919 fruktifizierenden Pflanzen waren männliche Pflanzen ausnahmsweise häufig, so daß das endgültige Ergebnis das abgeänderte Verhältnis 100 ♀ : 114 ♂ aufweist.

gebracht und aus den Zygoten bereits die  $F_2$ -Generation gezogen. Verlauf und Resultat eines dieser Versuche seien hier noch wiedergegeben.

Am 19. Juli 1918 wurde eine üppig entwickelte weibliche Pflanze (aus der Serie 1. a von S. 191) mit sehr zahlreichen Oogonien, von denen die ältesten schon in Degeneration waren, in ein Kulturgefäß mit einer reichlich antheridientragenden männlichen Pflanze aus derselben Serie hineingehängt. Nach wenigen Tagen waren die sämtlichen befruchtungsfähigen Oogonien in Sporen umgewandelt und ebenso wurden die in den folgenden Wochen reifenden Oogonien noch befruchtet. Am 19. August wurde die sporentragende Pflanze in einer kleinen Glasdose mit 0,5% Meersalzlösung auf einem Experimentiertisch in ca. 2 m Abstand vom Fenster aufgestellt und dort bis zum Verfall der vegetativen Organe belassen. Im Februar 1919 wurden die Sporen vom Detritus der zugrundegegangenen Pflanze gereinigt, in einem Kulturgefäß zunächst leichter Frostwirkung ausgesetzt und hernach bei Zimmertemperatur gehalten. Frühzeitig im März 1919 setzte die Keimung ein. Am 19. März 1919 wurden 121 sorgfältig isolierte Vorkeime, an denen noch die gekeimten Sporen hingen, einzeln in Glaszylinder überpflanzt. 41 Keimpflanzen wuchsen nicht oder nur wenig weiter. Bis zum 24. März 1920 ließen sich sukzessive 36 Pflanzen als männlich, 32 als weiblich bestimmen. 12 Pflanzen waren steril geblieben und wurden in neue Gläser verpflanzt. Am 22. Juli 1920 waren davon 6 eingegangen, 4 Pflanzen trugen degenerierte Oogonien, 2 Pflanzen Antheridien. Insgesamt war in diesem Versuch eine Nachkommenschaft von 36 weiblichen und 38 männlichen Individuen erhalten worden. Das Verhältnis der Geschlechter war hier also nahezu 1 : 1. Eine Befähigung zur Bildung von Parthenosporen kam keiner weiblichen Pflanze zu und ebensowenig war in dieser  $F_2$ -Generation eine diploide apogame weibliche Pflanze aufgetreten.

### 3. Die Nachkommenschaft aus Sporen der diploiden, ovoapogamen Pflanzen.

Für die aus der Population des Gubacser Teiches stammenden ovoapogamen Pflanzen war zu beweisen, daß aus ihren Sporen immer wieder ♀ apogame Pflanzen entstehen, daß sie sich also gleich verhalten, wie die an Standorten in England, Holland, Frankreich, Deutschland, Schweden, Dänemark usw. gefundenen Pflanzen. Ferner war zu zeigen, daß ihre Eizellen nicht nur nicht befruchtungsbedürftig sind, sondern auch bei Befruchtungsmöglichkeit nicht befruchtet werden, also keine Zygoten, sondern ausschließlich apogam entstehende Sporen liefern.



Was zuerst die Fähigkeit zu unbeschränkter Apogamie bei Abwesenheit männlicher Pflanzen anbetrifft, so kann ich mich vor allem auf die eingehende Untersuchung einer dieser Pflanzen (Ch. cr. B. p. Nr. 5 von 1913) beziehen, von der seit 1915 Hunderte von Kulturen aus Ablegern gezogen worden sind, um den Einfluß verschiedener Außenbedingungen (Zusammensetzung des Substrates, Konzentration der Salzlösung, Lichtintensität und Temperatur) auf die Ausbildung der ganzen Pflanze und besonders auf Länge und Breite der Sporen festzustellen. Im Laufe der letzten 5 Jahre sind von dieser Pflanze einige hunderttausend Sporen eingesammelt und teilweise auch gemessen worden. Aus Sporen sind bereits 3 Generationen dieser Pflanze und zwar von jeder Generation einige hundert Individuen — allerdings ohne Isolierung der einzelnen Pflanzen — herangezogen worden. Keine einzige männliche Pflanze und keine einzige weibliche Pflanze ohne die Fähigkeit zu autonomer Sporenbildung sind bis jetzt in ihrer Nachkommenschaft aufgetreten. Der Nachweis ihrer völligen Apogamie dürfte also, soweit er durch Untersuchungen und Beobachtungen innerhalb weniger Jahre überhaupt erbracht werden kann, auch erbracht sein.

Für dieselbe und eine zweite apogame Pflanze gleicher Herkunft, sowie für einige Individuen von *Chara crinita* aus Schweden und Dänemark ist auch der Nachweis erbracht worden, daß ihre Eizellen nicht befruchtet werden, daß sie also zur Zygotenbildung unfähig sind. Es seien hier nur die Resultate der Versuchsreihe mit den beiden Budapester Pflanzen aufgeführt.

Ableger dieser Pflanzen (Ch. cr. B. p. Nr. 2 und B. p. Nr. 5 von 1913) wurden mit Ablegern derselben ♂ Pflanze (Ch. cr. B. ♂ Nr. 142 von 1913) im Mai 1916 in Kulturen vereinigt und gleichzeitig von jeder der beiden Pflanzen auch einige Kulturen ohne männliche Pflanzen angelegt. In den Mischkulturen aus ♀ apogamen und ♂ Pflanzen wurden die fertilen ♀ Sprosse so lange entfernt, als an der ♂ Pflanze keine reifen Antheridien vorhanden waren, und die Versuche abgebrochen, nachdem die männlichen Pflanzen die Antheridienbildung definitiv eingestellt hatten. Es war also, so weit möglich, dafür gesorgt worden, daß während der ganzen Dauer der Sporenbildung die Möglichkeit zur Befruchtung der Oogonien gegeben war. Die Ernte der Sporen wurde zum Teil am 29. November 1916, zum Teil am 28. Februar 1917 vorgenommen. Ihre Aussaat erfolgte Ende Mai und Anfang Juni 1917. Von beiden Pflanzen wurden mehrere hundert der unter Befruchtungsmöglichkeit wie auch der an isolierten weiblichen Pflanzen

entstandenen Sporen, immer 100 in demselben Kulturglas, ausgesät. Von den Ergebnissen sind im nachfolgenden je die zwei besten Resultate für jede Pflanze aufgeführt.

Pflanze	Befruchtungsversuch (Sporen bei Befruchtungsmöglichkeit entstanden)				Kontrollversuch (Sporen ohne Befruchtungsmöglichkeit entstanden)			
	Zahl der Sporen	Gesamtzahl der Keim- pflanzen	im sterilen Zustand ein- gegangen	Frukti- fikation	Zahl der Sporen	Gesamtzahl der Keim- pflanzen	im sterilen Zustand ein- gegangen	Frukti- fikation
Ch. cr. B. p. Nr. 2	100	30	10	20 ♀ apogam	100	24	3	21 ♀ apogam
	100	29	2	27 ♀ "	100	20	7	13 ♀ "
Ch. cr. B. p. Nr. 5	100	42	9	33 ♀ "	100	13	4	9 ♀ "
	100	47	9	38 ♀ "	100	35	6	29 ♀ "
	400	148	30	118 ♀ apogam	400	92	20	72 ♀ apogam

Von beiden Pflanzen wurden also aus 400 Sporen der Kontrollversuche (Fehlen ♂ Pflanzen während der Sporenbildung) 72 ausschließlich apogame ♀ Pflanzen erhalten. Die gleiche Anzahl Sporen aus den Befruchtungsversuchen (Sporenbildung bei Befruchtungsmöglichkeit) lieferte 118 ♀ apogame Pflanzen.

Zu ähnlichen, durchaus negativen Resultaten hinsichtlich der Befruchtungsfähigkeit ihrer Oogonien haben auch die Versuche mit Pflanzen von Praestö in Dänemark und Sölvesborg in Schweden geführt. Aus den in Mischkulturen mit ♂ Pflanzen von Budapest entstandenen Sporen ging, wie aus denjenigen isoliert gehaltener Pflanzen, eine durchaus einheitliche Nachkommenschaft aus ausschließlich ♀ apogamen Pflanzen hervor.

Zum Schluß seien die Resultate der aus den drei Versuchsreihen ausgewählten Einzelversuche nochmals zusammengestellt.

	♂	♀ befruch- tungs- bedürftig	♀ apogam
Von 292 Pflanzen, direkt vom Standorte oder aus dort entstandenen Sporen hervorgegangen, waren . . .	144	129	17
Von 328 Nachkommen aus Zygoten befruchtungs- bedürftiger weiblicher Pflanzen waren . . . . .	172	153	—
Von 72 Nachkommen aus Sporen isoliert gezogener ♀ apogamer Pflanzen waren . . . . .	—	—	72
Von 118 Nachkommen aus Sporen ♀ apogamer Pflanzen, in Mischkultur mit ♂ Pflanzen entstanden, waren . .	—	—	118

Der Übersichtlichkeit und Kürze wegen ist auf die Einbeziehung der Ergebnisse aller anderen Versuche mit geringeren Keimzahlen verzichtet worden. Sie hätten es möglich gemacht, die oben mitgeteilten Zahlen ungefähr zu verdoppeln; damit wäre aber wohl die Beweiskraft nicht wesentlich erhöht worden. Will man eine Entscheidung im vorliegenden Problem nicht von Zahlen abhängig machen, die statt in die Hunderte in die Tausende gehen, so dürften auch schon die mitgeteilten Angaben durchaus genügen, um die Richtigkeit meiner früheren Thesen zu bestätigen, daß wirklich

aus den Zygoten der befruchtungsbedürftigen *Ch. crinita* ungefähr zu gleichen Teilen haploide männliche und weibliche Pflanzen hervorgehen, aus apogam entstandenen Sporen diploider Pflanzen wiederum apogame Pflanzen entstehen und daß

die Oogonien der apogamen Pflanzen von Budapest, wie diejenigen nördlicher Standorte, nicht befruchtungsfähig sind.

Diese letztere Feststellung bedarf noch einer Präzisierung. In meinen früheren Arbeiten über *Chara crinita* habe ich des öftern (vgl. z. B. 1918, S. 81) von der mangelnden Befruchtungsbedürftigkeit und Befruchtungsfähigkeit der Eizellen gesprochen. Winkler hebt in seiner Kritik meiner „Deutung der Parthenogenese bei *Chara crinita*“ hervor (vgl. a. a. O. Anm. S. 3), daß der Beweis dafür, daß die Eier sämtlicher apogamer Pflanzen von *Ch. crinita* nicht mehr befruchtungsfähig seien, noch durchaus ausstehe. Er ist damit zweifellos im Recht, und ich gebe ohne weiteres zu, daß dieser Beweis auch durch die Resultate der oben besprochenen Versuche nicht geliefert wird. Aber um die Befruchtungsfähigkeit der Eizellen handelt es sich auch gar nicht ausschließlich, sondern um den Nachweis einer mechanischen Unmöglichkeit der Befruchtung und die Annahme einer inneren Unfähigkeit der Eizellen zur Befruchtung. Ausschlaggebend ist für die Fortpflanzungsverhältnisse dieser Pflanze schon der Verlust der Befruchtungsmöglichkeit ihrer Oogonien resp. Eizellen. Dieser Verlust der Befruchtungsmöglichkeit beruht darauf, daß bei der Entwicklung der Sporen apogamer Pflanzen alle diejenigen Gestaltsänderungen des Oogoniums wegfallen, die bei der amphimiktischen Form das Eindringen der Spermatozoiden ermöglichen und erleichtern. Es sind also Veränderungen am Befruchtungsorgan, die eine mechanische Unmöglichkeit der Befruchtung schaffen. Statt „von dem Verluste der Befruchtungsfähigkeit“ ist also vorerst „vom Verlust der Befruchtungsmöglichkeit der Eizellen“ als von einer neuen, mit der Diploidie ver-



bundenen erblichen Eigenschaft der apogamen *Chara crinita* zu sprechen. Dahingestellt bleibt, ob mit der mechanischen Unmöglichkeit der Befruchtung auch eine innere Unfähigkeit der Eizellen zur Befruchtung verbunden ist. Im Sinne der Bastardierungshypothese liegt diese Annahme allerdings. Ob sie sich, wie die morphologischen Verhältnisse liegen, für *Ch. crinita* beweisen lassen wird, ist recht fraglich. Auch ein positives Ergebnis hätte übrigens kaum absolute Gültigkeit. Die bisherigen Ergebnisse der Abstammungs- und Vererbungsforschung haben ja schon zu wiederholten Malen gezeigt, daß einzelne wichtige Abweichungen von einer Norm erst bei der Untersuchung großer Individuenzahlen zur Feststellung gelangen, experimentell also auch nur durch Massenversuche erzielt werden können. Das gilt für das Zustandekommen einzelner Kreuzungen, für das Auftreten erblicher Anomalien, für die Auffindung von Gigas-Formen usw. Nach de Vries und Stomps sind unter einer Million Nachkommen von *Oenothera Lamarckiana* etwa 7 Gigas-Exemplare zu erwarten. Winkler hat unter vielen tausend Adventivsprossen an Schnittflächen durch Pfropfstellen von *Solanum*-Arten einige wenige Chimären erhalten und tetraploide Formen sind in seinem ganzen Versuchsmaterial noch niemals rein, sondern erst als Bestandteile von Chimären aufgetreten. Sollte also dereinst der Nachweis gelingen, daß bei den apogamen Pflanzen die Eizellen zwar in der Regel nicht mehr befruchtungsfähig sind, so bleibt immer noch die Möglichkeit, daß gelegentlich einzelne Eizellen eine Ausnahme machen. Bei Versuchsanstellung im Großen müßte in diesem Falle hie und da eine solche befruchtungsfähige Eizelle auch befruchtet werden und also, z. B. im Falle der diploiden *Chara crinita*, zur Bildung einer triploiden Zygote führen. Ungefähr derselbe Wahrscheinlichkeitsgrad kommt der Möglichkeit zu, daß in ausgedehnten Kulturen apogamer Individuen von *Chara crinita* gelegentlich einmal eine nach der Bastardierungshypothese wohl denkbare Abspaltung der einen oder anderen Elternform auf vegetativem Wege eintreten und zur Beobachtung gelangen könnte. Bevor aber auf die Verfolgung und Diskussion dieser und anderer Möglichkeiten eingegangen werden darf, ist notwendig und auch beabsichtigt, das Problem vom Wesen und von der Entstehung der Apogamie von *Ch. crinita* nach einer Reihe anderer Gesichtspunkte zu ergründen.

Zürich, Institut f. allg. Botanik der Universität, Sept. 1920.

### III. Beitrag zu einer Faktorenanalyse von Gerste.

Von G. v. Ubisch.

(Eingegangen 23. August 1920.)

Die Untersuchung einer Reihe von auffallenden Erscheinungen, die meine früher definierten Gerstenfaktoren zeigten, haben zu einer neuen Serie von Kreuzungen geführt, deren Ergebnisse ich hier niederlegen möchte. Der Gang der Untersuchungen ist dementsprechend ein ganz anderer als bisher. Während ich bis jetzt rein induktiv arbeiten mußte — der gänzliche Mangel an Tatsachenmaterial zwang dazu — ist es nun möglich, den deduktiven Weg zu betreten und den Versuch zu machen, die Resultate bei Gerste verschiedenen theoretischen Gesichtspunkten unterzuordnen. Diese waren es denn auch gewesen, die mein Bedenken gegen gewisse Punkte wachgerufen.

Die Einwände richten sich in erster Linie gegen die Definition der Kapuzen- und Grannengersten. Ich habe schon früher<sup>1)</sup> darauf hingewiesen, daß *Hordeum spontaneum*, die mutmaßliche Stammpflanze unserer Kulturgersten, alle von mir untersuchten Faktoren dominierend enthält mit Ausnahme der schwarzen Spelzenfarbe und der Kapuzenform<sup>2)</sup>. Mag man nun über den Wert der Presence-Absence-Hypothese denken wie man will: diese Beobachtung legt den Schluß nahe, daß die Wildform früher in allen Faktoren dominiert hat, und daß wir uns mit unseren Kulturformen auf dem absteigenden Ast der Entwicklung befinden. Das Fehlen der schwarzen Spelzenfarbe bietet keine Schwierig-

<sup>1)</sup> v. Ubisch, G., II. Beitrag zu einer Faktorenanalyse von Gerste. Diese Zeitschr. XX, S. 113. 1919.

<sup>2)</sup> Abbildungen von Kapuzengersten finden sich zahlreich in meinen früheren Publikationen über denselben Gegenstand, z. B. Diese Zeitschr. XVII, S. 136, 138, 139, 140 usw. 1916.

keit: da die wilden Weizen, Hafer und viele Gräser zum Teil schwarz sind, so könnte man annehmen, daß die wirkliche Stammform eine im übrigen *Hordeum spontaneum* gleichende schwarze Form gewesen sei. Anders liegt es mit der Kapuzenform. Diese kommt meines Wissens bei wilden Gräsern nirgends vor: es ist offenbar eine Mißbildung und es widerstrebt unserem Empfinden, wenn nicht unserem logischen Denken, eine Mißbildung als Vorstufe zu etwas Wohlgestaltetem und Gesundem anzunehmen<sup>1)</sup>.

Ich habe mich darum bemüht, näheren Aufschluß über den Kapuzenfaktor zu erlangen, und es ist mir auch gelungen, seiner Wirksamkeit eine andere Erklärung zu geben.

Ich habe 1919 S. 87—90 angeführt, daß Kapuzen und Grannen in bestimmten Kreuzungen in  $F_2$  im Verhältnis 3 Kapuzen : 1 Granne aufspalten, während bei anderen das Verhältnis 9 Kapuzen : 7 Grannen ist. Dies letzte Verhältnis mußte schon den Argwohn erwecken, daß die Kapuze gar nicht durch ein einziges Faktorenpaar bedingt wird, sondern die Kombinationswirkung beim Zusammentreten mehrerer Faktoren ist. Dem schien das meist gefundene Verhältnis 3 : 1 im Wege zu stehen. Ich habe damals im Hinblick auf die „multiplen Allelomorphe“ der verschiedenen Autoren angenommen, daß der Faktor für lange Grannen in zweifacher Ausbildung vorkommt, einmal als A resp. a, das andere Mal als A', und daß der Kapuzenfaktor K in Kreuzungen mit A unabhängig von diesem Faktor, in Kreuzungen mit A' aber nur in Gemeinschaft mit ihm Kapuzenbildung bewirkt. Durch diese Definition ließen und lassen sich auch heute noch alle Spaltungsverhältnisse erklären, sie wird aber einer anderen Forderung nicht gerecht, die man an die modifizierten Gene stellen muß, nämlich, daß sie denselben Platz im Chromosom inne haben, d. h. mit anderen Worten, daß sie dieselbe Koppelung mit entsprechenden, im selben Chromosom gelegenen Faktoren zeigen müssen. So fand ich (1919, S. 88), daß A' mit dem Besselungsfaktor S gekoppelt ist, A dagegen nicht. Die Möglichkeit, daß wir es mit zwei ganz verschiedenen Faktorenpaaren zu tun haben, war mir, damals nicht wahrscheinlich, da sie in der Tat bei meiner damaligen Definition der Grannenfaktoren auf Schwierigkeiten stieß.

Und doch erledigt sich die Frage spielend, wenn wir die Faktoren anders definieren und zwar folgendermaßen:

---

<sup>1)</sup> Correns, C., Über eine nach den Mendelschen Gesetzen vererbte Blattkrankheit (Sordago) der *Mirabilis Jalapa*. Pringsh. Jahrb. LVI, S. 586—616. 1915.



Kapuzen kommen zustande durch das Zusammenwirken zweier Faktoren A und K, alle aaKK, AAkk, aakk (selbstverständlich auch die entsprechenden Heterozygoten) sind Grannen.

Lange Grannen kommen zustande durch das Zusammenwirken zweier Faktoren A und I, alle AAii, aaII, aaii sind kurze Grannen resp. Kapuzen (je nach Anwesenheit von A und K gemeinsam).

Kapuze dominiert über lange Granne: AAKKII ist Kapuze.

Alle übrigen Formen sind kurze Grannen.

Das Neue gegen früher ist also folgendes: Nur wenn mindestens A und K gleichzeitig vorhanden sind, tritt Kapuze auf. Und ferner: es gibt keinen Faktor für lange Grannen an sich, auch die langen Grannen sind Kombinationserscheinungen, aber in dem Sinne, wie zwei kurze Strecken addiert eine lange Strecke ergeben:

$$\begin{aligned} \text{kurze Grannen} &= \text{AAkkii} \times \text{kurze Grannen} = \text{aakkII} \\ &\text{gibt lange Grannen AakkII.} \end{aligned}$$

Danach müssen unsere zu Kreuzungen verwendeten Sorten folgende Formeln gehabt haben:

Kapuzengersten AAKKii (die zweite mögliche Form = AAKKII ist erst in den Kreuzungen aufgetreten);

lange Grannen AAkkII

kurze Grannen  $\left\{ \begin{array}{l} \text{H34} = \text{AAkkII} \\ \text{H37} = \text{aakkII} \end{array} \right.$  (ferner ist möglich aaKKii, aaKKII, aakkii).

Mit diesen Faktorenpaaren erhält man folgende Kreuzungsergebnisse.

Tabelle I.

				F <sub>2</sub>	
				Kap.:	lge. Gr. : kze. Gr. :
1.) Kap.	×	lge. Gr. = AKI × AkI	. . . . .	3 :	1
2.) Kap.	×	H34 = AKI × Aki	. . . . .	12 :	3 : 1
3.) Kap.	×	H37 = AKI × aki	. . . . .	9 :	3 : 4
4.) lge. Gr.	×	H34 = AkI × Aki	. . . . .	3 :	1
5.) lge. Gr.	×	H37 = AkI × aki	. . . . .	3 :	1
6.) H34	×	H37 = Aki × aki	. . . . .	9 :	7

Wir müssen aber noch einige neuen Zahlenverhältnisse bekommen, wenn wir aus unseren Kreuzungen geeignete Typen herausuchen.

Folgende Spaltungen, die auf den ersten Blick absonderlich erscheinen, sind unter anderen möglich:

Tabelle II.

	$F_1$	$F_2$		
		Kap. : lge. Gr. : kze. Gr.		
7.) lge. Gr. $\times$ kze. Gr. =	AkI $\times$ aKi Kap.	. .	36 : 9	: 19
8.) lge. Gr. $\times$ kze Gr. =	AkI $\times$ aKI Kap.	. .	9 : 3	: 4
9.) kze. Gr. $\times$ kze. Gr. =	Aki $\times$ aKI Kap.	. .	36 : 9	: 19
10.) kze. Gr. $\times$ kze. Gr. =	Aki $\times$ aKi Kap.	. .	9 : —	: 7
11.) Kap. $\times$ lg. Gr. =	AKI $\times$ AkI Kap.	. .	12 : 3	: 1
12.) Kap. $\times$ kze. Gr. =	aKI $\times$ AkI Kap.	. .	36 : 9	: 19

Eine Bestätigung dieser Annahme ergab folgender Versuch: In meiner Kreuzung H37  $\times$  H15 (also kurze Grannen  $\times$  Kapuze) war ein  $F_3$ -Beet O349, das im Verhältnis 73 Kap.:22 kze. Gr. (also offenbar 3:1) aufgespaltet war. Da die Formel der Kreuzung aakkII  $\times$  AAKKII ist, konnte die  $F_2$ -Pflanze, die als Elterpflanze dieses Beetes diente, nur AaKKII gewesen sein, die kurzgrannigen mußten also alle aaKKII heißen. Diese mit einer homozygoten langgrannigen Form gekreuzt, mußten nach unserer Annahme — Tabelle II, 8 — in  $F_1$  Kapuzen ergeben. Dies ist nun in der Tat der Fall gewesen: von 13 verschiedenen Kreuzungen verschiedener kurzgranniger Nachkommen dieses Beetes mit verschiedenen langgrannigen Homozygoten habe ich nur — und zwar 144 — Kapuzen erhalten. Sie sehen natürlich genau so aus, wie jede  $F_1$ -Pflanze der Kreuzung H37  $\times$  H15, d. h. es sind „gestielte“ Kapuzen.

Eine Kreuzung einer kurzen Kapuze von der Formel AAKKii mit einer langen Granne ergab dies Jahr als  $F_1$  ebenfalls gestielte Kapuzen. Doch beweist dies natürlich nichts, erst die nächstes Jahr zu erwartende Abspaltung von  $1/16$  kurzen Grannen (Tabelle II, 11) wird die Richtigkeit der angenommenen Formel beweisen.

Ich habe 1919, S. 90, einige entsprechende Spaltungszahlen mit den damals angenommenen Modifikationsfaktoren in Aussicht gestellt, so daß man mir vielleicht einwenden wird, daß ihr tatsächliches Eintreffen kein Kriterium für die Richtigkeit meiner jetzigen Angaben sein könne. Der Grund für die Gleichheit des Resultates liegt darin, daß ich früher, soweit der Faktor A' in Betracht kam (also gerade bei Kreuzung H37  $\times$  H15), die Kapuze ebenfalls als Kombinationseigenschaft erhielt. Die Entscheidung zwischen der alten und neuen Annahme bringen die Koppelungserscheinungen.

Wenn ich auch nicht blind bin gegen die Schwierigkeiten, die die Morgansche Austauschhypothese unserem Denken bietet, und es mir darum nicht immer möglich ist, den Amerikanern bis zum Schluß zu

folgen, so halte ich doch gewisse Grundlagen, die die Morgansche Schule das Verdienst hat zuerst klar herausgearbeitet zu haben, für feststehend. Dahin gehört unter anderem die Beobachtung, daß, wenn zwei Faktoren einmal gekoppelt gefunden sind, sie dies immer und zwar annähernd gleich stark sein müssen: mit anderen Worten, daß wir so rechnen können, als ob die Faktoren linear im Chromosom nebeneinander angeordnet sind. Daraus folgt, daß man aus zwei Koppelungen AB und BC die dritte AC berechnen kann. Tritt von diesen Regeln eine grobe Abweichung auf, so sollte die erste Vermutung die sein, daß die Faktoren nicht richtig definiert oder mehrere durcheinander gewürfelt sind.

Daß Gerste nur 7 Chromosomen hat, hat wohl zuerst Nakao<sup>1)</sup> festgestellt. Da nun neuerdings Nakaos Resultate an Weizen von zweien seiner Landsleute<sup>2) 3)</sup> bestritten werden (Weizen soll 7—21 Chromosomen haben, und zwar *Triticum monococcum* 7, die Emmerreihe 14, die Dinkelreihe 21) und da Nakaos Publikation nicht jedem zugänglich sein dürfte, seien hier je zwei Abbildungen von vegetativen und generativen Chromosomen von Gerste nach eigenen Präparaten wiedergegeben (Fig. 1—4). Danach kann wohl kein Zweifel bestehen, daß wir es mit 7 haploiden Chromosomen zu tun haben.

Bei dieser für Pflanzen geringen Chromosomenzahl bietet sie ein günstiges Objekt für die Feststellung von Koppelungen<sup>4)</sup>.

Ich habe nun 1919, S. 88, angegeben, daß ich eine Koppelung zwischen A' und dem Bespelzungsfaktor S in der Kreuzung H37 × H15 gefunden, die sonst nie aufgetreten. Woran das liegt, wird jetzt ohne weiteres klar: nur in den Kreuzungen von H37 mit nackten Kapuzen- oder Grannengersten ist A gleichzeitig mit S heterozygotisch. Stellen wir meine damaligen und jetzigen Kreuzungen übersichtlich zusammen, so wird das deutlich werden (Tabelle III).

Aus diesen Zahlen geht wohl einwandsfrei hervor, daß nur in den Kreuzungen 4 und 5, die H37 enthalten, eine Koppelung vorkommt. Diese ist nach dem Korrelationskoeffizienten 1 : 6, entsprechend den 1919,

<sup>1)</sup> Nakao, Cytological studies on the nuclear division of the pollen mothercells of some cereals and their hybrids. Journ. Coll. Agricult. Tohoku Imp. Univ. Sapparo 1911.

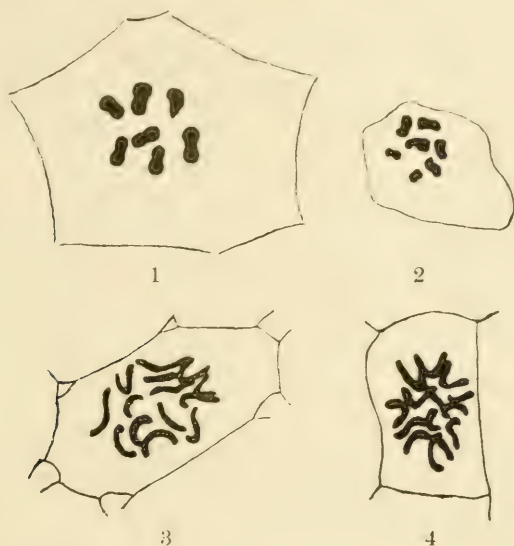
<sup>2)</sup> Sakamura, T., Kurze Mitteilung über die Chromosomen und die Verwandtschaftsverhältnisse der *Triticum*-Arten. Bot. Mag. Tokyo 32, 151—154 S., 1918.

<sup>3)</sup> Kihara, H., Über zytologische Studien bei einigen Getreidearten. Bot. Mag. Tokyo. S. 17—38. 1919.

<sup>4)</sup> v. Ubisch, Kritische Betrachtungen zur Hypothese der primären und sekundären Koppelung. Diese Zeitschr. XIX, S. 200. 1918.



S. 88, angegebenen Zahlen. Nach der etwas zu geringen Zahl nackter kurzer Grannen müßte man allerdings auf eine etwas festere Koppelung (1:10) schließen. Auf diesen Punkt komme ich weiter unten noch zurück. Die Kapuzen von der 5. Kreuzung sind wegen der größeren Übersichtlichkeit des Zahlenverhältnisses zu den langen Grannen gerechnet, da sie den Faktor A enthalten müssen.



Chromosomen von Gerste.

Fig. 1. Haploide Chromosomen aus den Pollenmutterzellen von H 37. Vergr. 1500.

Fig. 2. " " " " " " H 15. " 1500.

Fig. 3. Diploide " " der Wurzelspitze " H 39. " 1000.

Fig. 4. " " " " " " H 34. " 1000.

Fixiert mit Flemmingschem Gemisch. Färbung mit Hämatoxylin Eisenalaun.

Verkleinert auf  $\frac{3}{4}$ .

Wir müssen jetzt auch unsere anderen Faktoren, die mit dem Faktor A gekoppelt waren, einer Revision unterziehen. Den Faktor für Lockerkeit der Spindel L haben wir jetzt entsprechend dem Grannenfaktor A so zu definieren, daß er nur gemeinsam mit einem zweiten Faktor, den wir früher M nannten, Lockerkeit bewirkt, beide einzeln sind „dicht“. Dieser Faktor L ist nun, wie früher angegeben, mit A gekoppelt im Verhältnis 4 oder 5:1. M ist nicht von I zu trennen. Ferner hatten wir einen Faktor für Halmhöhe H eingeführt, dessen Anwesenheit hohen Wuchs hervorruft. Bei Durchrechnung meiner

Tabelle III

1	2	3				4	5	6
Kreuzung	An- zahl	Kapuze besp.	nackt	lge. Gr. besp.	nackt	kze. Gr. besp.	nackt	Korre- koeffiz.
1.) lge. Gr. $\times$ Kap. nackt AkIS $\times$ AKIs	1386	exp. 740 theor. $780 \pm 18$	: 290 $260 \pm 15$	: 242 $260 \pm 15$	: 114 $87 \pm 9$			
2.) H34 $\times$ lge. Gr. nackt AkIS $\times$ AKIs	400	exp. theor.		: 228 $224 \pm 10$	: 83 $75 \pm 8$	: 64 $75 \pm 8$	: 25 $25 \pm 5$	
3.) Kap. $\times$ H34 AKIs $\times$ AKIs	1097	599 $616 \pm 17$	: 184 $206 \pm 13$	: 186 $154 \pm 12$	: 58 $51 \pm 7$	: 58 $51 \pm 7$	: 12 $17 \pm 4$	
4.) H37 $\times$ lge. Gr. nackt akIS $\times$ AKIs				565 : 258	: 204 : 1			
5.) H37 $\times$ Kap. akIS $\times$ AKIs		548	: 262	: 183 548	: 88 262	: 366 262	: 4	
	2479	exp. theor.		1296 $1250 \pm 25$	: 608 $607 \pm 20$	: 570 $607 \pm 20$	: 5 $12 \pm 5$	
								— 0,304
								1 : 6

Tabelle IV

1 Kreuzung	2 An- zahl	3				4 Verhältnis	5 Korr- koeffiz.	6 Koppe- lungs- faktor
		Locker		gestaucht				
		besp.	nackt	besp.	nackt			
1.) H37 $\times$ nackte Gerste akISl $\times$ AK (resp. k) IsL	2441	exp. 1241 theor. 1238 $\pm$ 25	: 575 594 $\pm$ 21	: 608 594 $\pm$ 21	: 17 17 $\pm$ 4	73 : 35 : 35 : 1		
2.) H34 $\times$ nackte Gerste AkISl $\times$ AK (resp. k) IsL	1285	exp. 518 theor. 489 $\pm$ 17	: 221 234 $\pm$ 13	: 451 475 $\pm$ 17	: 95 87 $\pm$ 9	219 : 105 : 213 : 39	— 0,29	1 : 5

sämtlichen Korrelationstabellen konnte ich nun feststellen, daß der Höhenfaktor I mit dem zweiten Faktor für Grannenlänge (den wir daher in dieser Arbeit, das Resultat vorwegnehmend, um nicht plötzlich den Buchstaben wechseln zu müssen, bereits I genannt haben) identisch ist, ebenfalls auch mit dem zweiten Faktor für Lockerkeit M. Früher hatte ich eine absolute Koppelung der drei Nebenfaktoren VMJ angenommen. Die Frage: „Absolute Koppelung oder derselbe Faktor?“ ist heute ja noch Geschmackssache; wenn uns der Zusammenhang zwischen zwei Erscheinungen, die stets zusammen auftreten, nicht einleuchtend ist, so sprechen wir von absoluter Koppelung. Da wir annehmen müssen, daß die absolut gekoppelten Gene im selben Chromomer, also dem kleinsten austauschbaren nicht mehr teilbaren Chromosomenstück liegen, dürften wir auch nur von Anomalien in der Chromosomenbildung eine Entscheidung erwarten. Die Wirkung, die dieser Höhenfaktor auf die drei quantitativen Größen: Grannenlänge, Lockerkeit, d. h. Spindelgliedlänge und Halmhöhe ausübt, ist nun so einheitlich, daß ich keine Bedenken trage, dafür ein einziges Gen verantwortlich zu machen und folgendermaßen zu definieren: Der Faktor für Halmhöhe I bewirkt durch seine Anwesenheit eine Verlängerung des Spindelgliedes, wenn die Faktoren A resp. L vorhanden sind<sup>1)</sup>.

Die Formeln, die unsere Sorten bezüglich der hier behandelten Faktoren haben, heißen nun schließlich folgendermaßen:

Alle Kapuzengersten . . . . .	AAKKIIHLLss
alle langen Grannengersten mit Ausnahme der nackten . . . . .	AAkkIIHLLSS
die beiden nackten Grannengersten H1 und H40	AAkkIIHLLss
kurze Granne H34 . . . . .	AAkkiihllSS
kurze Granne H37 . . . . .	aakkIIHllSS

Die Koppelungen, die wir erhalten haben, waren folgende:

$$AL = 4 \text{ oder } 5 : 1$$

$$AS = 1 : 6$$

Daraus folgt, daß wir noch eine Koppelung LS finden müssen, bei Kreuzungen, in denen L und S gleichzeitig heterozygotisch sind, also

<sup>1)</sup> Die Korrelationstabellen VIII—XI der Arbeit 1919 sind jetzt anders zu deuten, als dies damals geschehen. Es handelt sich nämlich garnicht um Koppelungen bei VIII und IX, sondern um die Aufspaltung der elterlichen Faktoren LLiHH und AAiHH, wobei nur die Kategorien lange Grannen, Lockerkeit, langer Halm einerseits, kurze Grannen, Dichte, kurzer Halm andererseits vorkommen. Tabelle XI gibt die Aufspaltung von AAHhIi = 9 lang hoch, 3 lang niedrig, 4 kurz niedrig wieder.



bei Kapuzen, sowie den langen Grannengersten H1 und H40 mit H34 und H37. Und zwar müssen die Kreuzungen mit H37, wo I homozygotisch ist, die Koppelung rein zeigen, während bei H34 die durch das heterozygetische I bedingte Komplikation zu berücksichtigen ist. Die Umrechnung für das Koppelungsverhältnis 1 : 5 ergibt das in Rubrik 6 angegebene Verhältnis.

Aus den Zahlen der Tabelle IV geht hervor, daß L und S sich im Verhältnis 1 : 5 abstoßen<sup>1)</sup>.

Wir haben hier drei Faktoren, an denen wir die Morgansche Forderung, aus zwei Koppelungen die dritte dazugehörige berechnen zu können, prüfen könnten. Zu dem Zwecke wird es nützlich sein, unsere Koppelungsverhältnisse in Prozente der Gesamtzahl der Kombinationen umzurechnen<sup>2)</sup>. Diese Prozente dienen als Index der Entfernung voneinander.

Die Koppelung 4 : 1 : 1 : 4 ergibt 1 auf 5 = 20 % = AL

„ „ 5 : 1 : 1 : 5 „ 1 „ 6 = 16,7 % = LS

„ „ 6 : 1 : 1 : 6 „ 1 „ 7 = 14,3 % = AS

Als Strecke aufgetragen würde das folgendermaßen aussehen:

L  $\xrightarrow[\text{20}]{\text{S}_1 \quad 14,3}$  A  $\xrightarrow[\text{14,3}]{} \text{S}$  Daraus würde sich ergeben, daß LS entweder 5,7 % oder 34,3 % betragen müßte.

5,7 % ist aber in unser altes Koppelungsverhältnis übertragen 16,5 : 1 : 1 : 16,5  
34,3 % „ „ „ „ „ „ „ 2 : 1 : 1 : 2

Das Resultat stimmt also absolut nicht!

Das ist nun aber weder ein Beweis gegen die Brauchbarkeit der Morganschen Austauschhypothese noch gegen die Richtigkeit unserer Faktoren, es beweist aber schlagend, daß die Gerste trotz ihrer geringen Chromosomenzahl ein besonders ungünstiges Objekt zur Herstellung einer Chromosomentopographie ist (die zu machen ich mir ursprünglich vorgenommen hatte), und zwar aus folgenden Gründen.

<sup>1)</sup> Nach Fertigstellung des Manuskriptes fällt mir ein Referat in den Botanical Abstracts I, S. 82 in die Hände, wonach H. Ando eine Koppelung von Bespelzung mit Lockerkeit gleich 6 : 1 : 1 : 6 angibt (Ando, H., Studies on inheritance in barley. Rep. Jap. Ass. Breeding Sci. 1918). Der Verfasser fand bei einer spontanen Kreuzung von dichter bespelzter kanadischer mit lockerer nackter Gerste die genannte Koppelung. Es ist nach dem Zusammenauftreten der Eigenschaften in den Elterpflanzen anzunehmen, daß es sich um das Abstoßungsverhältnis 1 : 6 : 6 : 1 gehandelt hat. Aus der Arbeit selbst müßte sich das ja ergeben, doch ist sie mir nicht zugänglich.

<sup>2)</sup> Sturtevant, The behavior of the chromosomes as studied through linkage. Diese Zeitschr. XIII, p. 236. 1915.

Um eine Koppelung festzustellen, kann man zwei Wege betreten:

1. Entweder macht man eine Rückkreuzung der  $F_1$ -Pflanze mit dem doppeltrezessivem Elter. Nehmen wir an, wir hätten es mit der Koppelung 1:5 zu tun. Dann werden wir unter 1000 Exemplaren die folgende Verteilung erhalten:

	doppelt-dom.	einfach-dom.	einfach-dom.	doppeltrezessiv
1:5	83,4	416,6	416,6	83,4
für absolute Koppel.	0	500	500	0

2. Die zweite Möglichkeit ist die, daß man die Aufspaltung in  $F_2$  beobachtet. Für dasselbe Koppelungsverhältnis 1:5 werden dann erhalten:

	doppelt-dom.	einfach-dom.	einfach-dom.	doppeltrezessiv
1:5	506,9	243,1	243,1	6,9
für absolute Koppel.	500	250	250	0

Der ganze Unterschied einer relativ geringen und absoluten Koppelung beruht also im letzteren Falle auf 14 anders verteilten Pflanzen unter 1000, also unter einer Zahl, die uns in den seltensten Fällen zur Verfügung stehen wird: Es versteht sich nach diesem Beispiel wohl von selbst, daß es unmöglich ist, einigermaßen genaue Zahlen aus einer  $F_2$ -Generation zu erhalten, besonders wenn man mit quantitativen Merkmalen arbeitet, wo die Grenzen der Kategorien nicht feststehen. Günstiger liegen die Verhältnisse bei einer Rückkreuzung, hier sind es 167 von 1000 Pflanzen, die anders gruppiert sind. Mit Rückkreuzungen läßt sich aber bei Gerste nicht arbeiten, weil jede Bastardierung nur ein Korn ergibt, also eine Unzahl nötig wäre, um nur ein Koppelungsverhältnis ganz roh festzulegen. (Bei *Drosophila* liegen die Verhältnisse viel günstiger in so fern, als im Männchen alle im selben Chromosom liegenden Faktoren absolut gekoppelt sind, also jede Kreuzung eine Rückkreuzung ist.)

Soviel können wir also trotzdem von der Gerste sagen:

1. Es findet immer Koppelung derselben Faktoren untereinander statt. Sicher festgestellt wurden bisher Koppelungen von A, L, S untereinander, sowie des Faktors für Zähnung und Zeilenzahl (1916, S. 145). Diese liegen also in einem anderen Chromosom.
2. Die Koppelung geht in Abstoßung über (1919, S. 94), wenn die Faktoren anders in den Elterpflanzen gruppiert sind.
3. Es findet die gleiche Koppelung in den männlichen wie in den weiblichen Keimzellen statt.

Ich nun muß noch mit einigen Worten auf die multiplen Faktoren zurückkommen, die ich in meinen früheren Arbeiten für Grannenlänge,

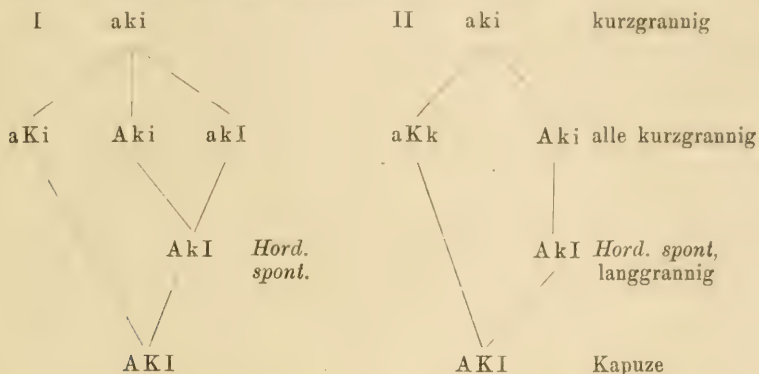
Lockerheit, Halmhöhe eingeführt hatte. Es waren eine ganze Anzahl A, V, U für Grannenlänge (1919, S. 82), L, M, N für Lockerheit (S. 79) und H, I, J für Halmhöhe (S. 100). Von diesen haben wir jetzt nur ALHI beibehalten, dazu kommt der Faktor K, der Granne oder Kapuze bewirken kann. Dadurch, daß wir zu der Überzeugung gelangt sind, daß es keinen Faktor für lange Grannen an sich, Lockerheit an sich gibt, sind die komplizierten Annahmen unnötig geworden, die zur Aufstellung der Nebenfaktoren geführt haben. Es mag nun Bedenken erregen, daß alle homozygotisch langen Grannen die Formel AAkkII haben sollen, alle lockeren Ähren die Formel LLII, wo wir eine ganze Skala von Werten bei den reinen Linien kennen (s. Tabelle S. 76 und 82, 1919), Diese Unterschiede haben eine große Ähnlichkeit mit den von R. Goldschmidt<sup>1)</sup> beschriebenen Farbenunterschieden der verschiedenen geographischen Rassen des Schwammspinners und ich glaube, daß ebenso hier wie dort der Schluß berechtigt ist, daß es sich um multiple Allelomorphe, also verschiedene quantitative Zustände desselben Faktors handelt. Daß hier wie dort das Spaltungsverhältnis in  $F_2$  3 : 1 ist, ist für mich weniger das Entscheidende, denn wie man aus meinen früher definierten Faktoren sieht, ist es sehr wohl möglich, diese so zu umgrenzen, daß die Grenze der Kategorie nicht wesentlich, sondern nur das Maximum in dieser verschoben wird. Wenn ich jetzt zur Erklärung durch quantitative modifizierte Gene hinneige, so geschieht das, weil die Wirkung der fraglichen Faktoren oft undefinierbar klein erscheint und in meinen Augen die einfachste Erklärung, die allen Tatsachen gerecht wird, immer die beste ist. Eine Entscheidung wird schwer zu treffen sein, nur wenn es sich zeigen sollte, daß der eine oder andere Zustand eine andere Koppelung aufweist als die übrigen, würde unsere Annahme widerlegt sein.

Um schließlich wieder auf die Frage zurückzukommen, die den Anstoß zu unserer Untersuchung gegeben hat, so scheint mir jetzt eine Erklärung dafür möglich, warum *Hordeum spontaneum* keine Kapuze hat. Die Kapuze ist eine Mißbildung, die durch das Zusammen-treten zweier nicht zueinander passenden Faktoren für Grannenlänge hervorgerufen wird. Wir müssen uns vorstellen, daß die ursprüngliche Form kurzgrannig gewesen und aus dieser sich allmählich die langgrannigen entwickelt haben und schließlich durch

<sup>1)</sup> Goldschmidt, R., Quantitative Grundlage von Vererbung und Artbildung, S. 45 und folgende. Berlin 1920. Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik der Organismen. Heft XXIV



Kreuzung von lang- mit kurzgrannigen die Kapuze entstanden ist. Nehmen wir etwa einen der folgenden Stammbäume an.



Brüchigkeit der Ährenspindel, die ich in meiner ersten Gerstenarbeit<sup>1)</sup> einer näheren Untersuchung unterzogen habe. Auch hier tritt die Brüchigkeit nur dann auf, wenn zwei Faktoren, die jeder für sich Brüchigkeit nicht hervorrufen können, vereinigt werden. Doch liegt hier die Sache offenbar gerade umgekehrt; die Brüchigkeit der Spindel ist vom Standpunkt der Gerste aus (also die Fortpflanzung ohne Hilfe des Menschen zu sichern) eine ungemein zweckmäßige Eigenschaft, die denn auch *Hordeum spontaneum* mit den anderen wilden Getreiden und Gräsern teilt. Es handelt sich dabei, soviel wir wissen, um keine andere Funktion, die diese Faktoren zu erfüllen haben als die, die Brüchigkeit hervorzurufen. Warum es sich um zwei Faktoren handelt, die zusammenwirken, darüber kann man vorläufig nur spekulieren. Vielleicht ist der eine Faktor anatomischer Natur und macht das Abbrechen möglich, wenn der andere durch die chemische Veränderung, die die Pflanze beim Reifen durchmacht, aktionsfähig wird. Da diese Eigenschaft eine Kultur der Gerste unmöglich macht, konnte nur eine Sorte gezüchtet werden, bei denen einer oder der andere Faktor in Fortfall geraten. Dieses ist nun in zwei Reihen geschehen: bei den östlichen Getreiden: Japan, Mandschurei, Nepal, Samaria fehlt der eine Faktor, bei den westlichen: Algier und Europa der andere.

<sup>1)</sup> v. Ubisch, Analyse eines Falles von Bastardatavismus und Faktorenkopplung bei Gerste. Diese Zschr. 1915, XIV, p. 226—237.

# A chemical method of distinguishing genetic types of yellow cones in *Rudbeckia*.

By **Albert F. Blakeslee**, Station for Experimental Evolution,  
Cold Spring Harbor, N. Y.

(Eingegangen 15. Oktober 1920.)

	Seite
I. Introduction . . . . .	211
II. Origin of Yellow Coned Races . . . . .	212
III. Chemical Tests . . . . .	213
IV. Inheritance of Black Yellows . . . . .	215
V. Inheritance of Red Yellows . . . . .	216
VI. Crosses between Black Yellows and Red Yellows . . . . .	216
VII. Discussion . . . . .	220
VIII. Summary . . . . .	221

## I. Introduction.

*Rudbeckia hirta*, familiarly known as the Yellow Daisy or Black Eyed Susan from its yellow rays and purple cone, is a composite often found growing in enormous numbers in neglected meadows. The species is highly variable in the field, the individuals differing widely in size, form and color of the floral parts.

The central cone or disk, which contains the disk flowers, varies from almost black through various shades of reddish purple to bright red. In our records we have recognized the grades h, f, d and b to indicate progressive reductions in the amount of purple pigment. Absence of purple in the cone, represented by grade „o“, is an extremely rare condition. The resulting color is a greenish yellow, shown in figure 1 in contrast to normal purple cones of about grade f. The breeding work summarized in the present paper indicates that there are two genetic types of yellow cones, each lacking a factor necessary for the



production of purple cones. On account of the colors, which they assume when treated with strong alkali, the two types are called respectively Black Yellows (BY) and Red Yellows (RY),

While the Yellow Daisy is interesting on account of its great variability in the field, it is ill adapted in many ways for breeding experiments. The numerous florets on the cone are too small to be handled individually, hence self pollination can not readily be excluded. Self pollination, however, in most cases does not lead to self fertilization, since the species is predominately self-sterile. Only in descendants from a single plant (the „chocolate“ line) have any considerable number of plants been found to be self-fertile. Thus, out of 1075 offspring from our original Black-Yellow plant used in crosses as a female parent, there was only a single seedling that could be considered the result of selfing. Heads bagged before the florets open can be pollinated with little fear of interference from the pollen of the female parent, unless the latter contains „chocolate“ blood. The greatest drawback to the use of *Rudbeckia* as material for genetic study is the decreased vigor and tendency to intersterility between sibs, which is connected with inbreeding. As a result it is often difficult to find compatible combinations between plants even in the  $F_1$  generation and the amount of viable seed from a given cross may be meagre. The number of  $F_2$  plants are therefore fewer than would have been expected from the crosses attempted.

## II. Origin of Yellow coned races.

a) Black Yellows. The first plant with yellow cone observed by the writer came from open pollinated seed from a plant brought into the Botanic Garden of the Conn. Agric. College in 1910. Its parent, selected on account of a light red cone (probably grade b or d) had been found in a nearby meadow together with a number of other striking variants such as doubles, mahoganies and quilled types. This plant (R23) is the origin of all the Black Yellows in our cultures. No other Black Yellows have been found by us, although for many years the fields in the vicinity of Storrs have been thoroughly searched for such variations.

b) Red Yellows. Red Yellows have been found in two localities near Storrs, Conn. In one, about a mile from the Botanic Garden, only a single plant (V91) was observed; in the other locality, 6 or 7 miles from the college, within an area of not over an acre, several Red Yellows

have been discovered. The first year they were observed too late to be used in crosses and the plants taken to the Botanic Garden failed to recover from transplanting. The next season other Red Yellows were found at the same station and are represented by plants (V83) and (V85) which with the other Red Yellow (V91) and the Black Yellow (R23) have been kept under cultivation in clones throughout the progress of the breeding experiments.

### III. Chemical tests.

The breeding behavior of our yellow coned plants indicated that there were among them two distinct color types, although these types could not be separated by mere inspection. It seemed a reasonable conjecture that the two types might differ somatically in their chemical constitution sufficiently to show different reactions to chemical tests if the proper reagent could be discovered. Accordingly cones of the two types were tested with different compounds, chosen largely at random.

Table 1 shows some of the reagents used, which gave different reactions with the two types. In addition a number of other chemicals were tried which gave little or no differentiation between the two forms. These include ammonium hydroxide, oxalic acid, stannous chloride, potassium ferrocyanide, lead acetate, hydrogen peroxide, phenolphthalein, tyrosin, and hydrochinon.

The alkalis KOH and NaOH gave the best differentiation, the latter perhaps slightly better than the former. In our tests we have used more commonly KOH in 8 normal aqueous solution. Fresh cones with opened florets are placed in the concentrated alkali and the reaction is evident in about one minute. The scales of the chaff which subtend the florets are not differentially affected by the treatment and hence open florets must be available for a test. It does not seem possible to obtain reactions with old dried heads. Hence the tests have always been made in the field with fresh material. In the accompanying colored diagram the cones in parentheses represent fairly well the colors assumed by the Black Yellows and Red Yellows respectively when treated with strong KOH.

Seedlings of both Black Yellows and Red Yellows have no trace of red in stems or leaves characteristic of purple coned plants. Sections of these parts of yellow coned plants were tested with various reagents but were not found to give distinctive chemical reactions which could be used in separating the two types. The lack of any red color in a

Table 1.

Reagent	Black Yellows	Red Yellows
KOH	Florets and stigmas dark with reddish tinge	Florets and stigmas crimson
NaOH	Like KOH, but darker	Like KOH
Ba(OH) <sub>2</sub>	Florets dark green, stigmas blackish	Florets crimson, stigmas crimson, slow in changing
Ca(OH) <sub>2</sub>	Florets and stigmas become dark through shades of red	Florets dirty green, stigmas crimson
Na <sub>2</sub> CO <sub>3</sub>	Florets and stigmas dark greenish	Florets and stigmas more or less crimson
(NH <sub>4</sub> ) <sub>2</sub> CO <sub>3</sub>	Florets and stigmas dark	Florets dirty green, stigmas yellow-crimson
HCl	Florets and stigmas blackish	Florets yellow-green, stigmas pale orange
HNO <sub>3</sub>	Florets and stigmas dark crimson, fading in water but color deepening when returned to HNO <sub>3</sub>	Florets and stigmas pale pink, fading in water more rapidly than Black Yellows
Acetic Acid	Florets and stigmas yellow orange	Florets and stigmas like Black Yellows but lighter colored
Citric Acid (warm)	Florets and stigmas reddish	Florets and stigmas yellowish
Guaiac (Alcoholic sol. followed by H <sub>2</sub> O)	Florets and stigmas reddish	Florets and stigmas dirty orange.

seedling is not an invariable indication that it will produce yellow cones. Out of 251 seedlings classified as green stemmed when planted into the field, 4 later developed a slight amount of red in their stems and bore purple cones. On the other hand, out of 664 plants which as seedlings were recorded as having red in the stem, a single plant was later found to be green stemmed and to bear yellow cones. It is thought that this latter case may have been due to some error in the seedling records, for it is not believed that a plant having yellow cones is ever able to produce anthocyan in any of its cells. Yellow coned forms have been crossed with dominant mahogany rayed type, and also with recessive chocolates, but no chocolates or mahoganies with yellow cones have appeared in the F<sub>2</sub> generation from such crosses. The factors suppressing red in the cone are apparently effective throughout the plant.



An experiment with the recessive chocolate rayed character strongly supports this view. Three chocolate plants which were heterozygous for Black Yellow gave selfed offspring with a total of 25 purple to 9 yellow coned individuals. The 9 yellow plants must have been homozygous for chocolate since this character is a recessive and breeds true. The Black Yellow factor inhibited the expression of chocolate color in the rays of the 9 yellow coned offspring. The 25 purple coned plants were all chocolate as was to have been expected.

#### IV. Inheritance of Black Yellow cones.

The Black Yellows comprise the clones of our original plant (R23) and segregates having this plant as one of the ancestors. As shown in Tables 2 and 3, the character, Black Yellow, is inherited as a simple Mendelian recessive. The yellow segregates run somewhat lower than expectation, as is often true of recessives. Some of the aberrant pedigrees with only purple plants can be attributed to selfing in the  $P_1$  generation. In other cases such an explanation will not suffice.

Table 2. *Rudbeckia hirta*.

Inheritance of Black Yellow Cones (R23 and its segregates)

a) Black Yellows  $\times$  Black Yellows and Black Yellows selfed.

Year	No. of Pedigrees	Total P	Total Y	BY	Y, not tested
1917	37	0	675	352	323
1917 (selfs)	6	0	177	35	142
1919	3	0	103	103	0
Totals	46	0	955	490	465

b) Black Yellows  $\times$  Purples and Reciprocals ( $F_1$  generation).

Year	No. of Pedigrees	Total P	Total Y	BY	Y, not tested
1914—1915	30	920	1 <sup>1)</sup>	0	1
1917	10	593	0	0	0
1919	6	32	0	0	0
Totals	46	1545	1	0	1

<sup>1)</sup> The single yellow coned plant from the cross  $BY \times P$  probably came from the selfing of the yellow coned parent.

Table 3.

The  $F_2$  generation and Back-crosses with Crosses between Purple Coned (P) and Black Yellow Coned (BY) Rudbeckias.

Type of Cross $F_2$ Generation	No. of Pedigrees	Total P	Total Y	Tested BY	Untested Y	Ratio P : Y per 4	Dev. P. E.
P $\times$ BY, $F_2$	33 <sup>1)</sup>	499	110	91	19	3:28 : 0.72 $\pm$ 0.047	5.86
BY $\times$ P, $F_2$	37 <sup>2)</sup>	492	142	137	5	3:10 : 0.90 $\pm$ 0.044	2.25
Totals	70	991	252	228	24	3:19 : 0.81 $\pm$ 0.038	5.00

Back-crosses with Black-Yellows	No. of Pedigrees	Total P	Total Y	Tested BY	Untested Y	Ratio P : Y per 2	Dev. P. E.
(P $\times$ BY) $\times$ BY	4	23	15	10	5	1:21 : 0.79 $\pm$ 0.109	1.92
(BY $\times$ (P $\times$ BY)	1	22	14	13	1	1:22 : 0.78 $\pm$ 0.112	1.97
(BY $\times$ P) $\times$ BY	18	156	151	69	82	1:02 : 0.98 $\pm$ 0.039	0.42
BY $\times$ (BY $\times$ P)	12	231	194	84	110	1:09 : 0.91 $\pm$ 0.033	2.66
Totals	35	432	374	176	198	1:07 : 0.93 $\pm$ 0.024	3.04

### V. Inheritance of Red Yellow cones.

The Red Yellows comprise the clones of V83, V85 and V91 (which were the original plants found in the wild) as well as yellow segregates derived from these plants. Tables 4 and 5 show that the Red Yellow is inherited as a simple Mendelian recessive. The agreement with expectation is better than was the case with the Black Yellows. This may be due in part to the fact that breeding work with Red Yellows was begun several years later than with Black Yellows and at a time when the sources of experimental error were more thoroughly appreciated.

### VI. Crosses between Black Yellows and Red Yellows.

From the breeding experiments outlined in the foregoing paragraphs it is apparent that Black Yellows and Red Yellows are inherited as

<sup>1)</sup> Five pedigrees without yellow cones have been omitted from this summary since they likely arose from selfing of the pure purple female parent in the  $P_1$  generation. They contained 10, 10, 12, 18 and 43 purple coned plants respectively.

<sup>2)</sup> A cross and its reciprocal with respectively 30 and 2 purple coned plants have been omitted from the summaries. Their lack of yellow cones cannot be due to selfing, but probably may be attributed to some experimental error.

Table 4.

Rudbeckia hirta, Inheritance of Red Yellow Cones.

a) Red Yellows  $\times$  Red Yellows.

Cross	No. of Pedigrees	Total P	Total Y	RY	Y not tested
V85 $\times$ V83	1	0	12	12	0
V83 $\times$ V91	1	0	4	4	0
V91 $\times$ V83	1	0	2	2	0
V85 $\times$ V91	1	0	35	35	0
Totals	4	0	53	53	0

b) Red Yellows  $\times$  Purples and Reciprocals, F<sub>1</sub> Generation.

Cross	No. of Pedigrees	Total P	Total Y	RY	Y not tested
RY $\times$ P	6	224	0	0	0
P $\times$ RY	7	207	0	0	0
Totals	13	431	0	0	0

Table 5.

The F<sub>2</sub> Generation and Back-Crosses with Crosses between Purple Coned (P) and Red Yellow Coned (RY) Rudbeckias.

Type of Cross F <sub>2</sub> Generation	No. of Pedigrees	Total P	Total Y	Tested RY	Untested Y	Ratio P : Y per 4	Dev. P. E.
P $\times$ RY, F <sub>2</sub>	2	51	18	18	0	2.96 : 1.04 $\pm$ 0.140	0.30
RY $\times$ P, F <sub>2</sub>	5	170	51	51	0	3.08 : 0.92 $\pm$ 0.079	0.97
Totals	7	221	69	69	0	3.05 : 0.95 $\pm$ 0.069	0.70

Back-Crosses of F <sub>1</sub> with Red Yellows	No. of Pedigrees	Total P	Total Y	Tested RY	Untested Y	Ratio P : Y per 2	Dev. P. E.
(P $\times$ RY) $\times$ RY	1	11	9	9	0	1.10 : 0.90 $\pm$ 0.151	0.66
RY $\times$ (P $\times$ RY)	1	12	16	16	0	0.86 : 1.14 $\pm$ 0.127	1.12
(RY $\times$ P) $\times$ RY	1	20	24	21	3	0.91 : 1.09 $\pm$ 0.102	0.89
RY $\times$ (RY $\times$ P)	4	80	60	60	0	1.14 : 0.86 $\pm$ 0.057	2.50
Totals	7	123	109	106	3	1.06 : 0.94 $\pm$ 0.044	1.37

simple Mendelian recessives. That the yellow color in the cones is not determined by the same factors in the two groups is shown by crossing



Black Yellows with Red Yellows. The results are shown in Table 6a. All the  $F_1$  plants have purple cones.

The genes for yellow cones are obviously in different chromosomes in the two groups. The two kinds of yellows should therefore segregate independently in the  $F_2$  generation. This they do as is shown by the records in Table 6b. The 9:3:3:1 dihybrid ratio becomes a 9:7 ratio if merely the natural characters, purple and yellow, are considered. As in the monohybrid ratios the yellows are somewhat below expectation, although the deviation is not quite three times the probable error.

When the yellow cones are treated with KOH, the two types, Black Yellows and Red Yellows are distinguishable. It has not been possible to identify the double recessive, homozygous for both types of yellow by the chemical test applied. It can be assumed to be indistinguishable from the Red Yellows, since this class predominates in numbers over the Black Yellows. This being the case, the dihybrid ratio becomes resolved into a 9:4:3 ratio. Of the tested yellows in the  $F_2$  generation there are 52 RY to 43 BY when the expectation in a 4:3 ratio would be  $54.3:40.7 \pm 3.25$ . The agreement is close since the deviation is less than the probable error.

Plate 9 is a diagram illustrating the dihybrid ratio obtained when the two yellow cone colors are crossed and bred to the  $F_2$  generation. The cones in parentheses show the colors which the adjacent yellow cones assume when treated with KOH.

The independence of the genes for Black Yellow and for Red Yellow, shown by the  $F_1$  and  $F_2$  generations, illustrated in the colored diagram, is confirmed by back crosses of the  $F_1$  with the two recessives. The results tabulated in Table 6c agree closely with expectation. The double recessive, homozygous for both BY and RY has not been identified. It would theoretically be an easy task, by back-crossing the yellow coned individuals of the  $F_2$  generation with BYs and RYs, to find plants which would give yellow coned offspring with both types.

In the foregoing paragraphs it has been assumed that the double recessive is indistinguishable from the Red Yellows since the latter class predominates in the  $F_2$  generation. In as much as the Black Yellows show a somewhat greater deficiency in  $F_2$  and back crosses than the Red Yellows, it is possible that the condition is reversed and the Black Yellows include the double recessive in the  $F_2$  pedigrees. The deviation from the expectation that the Black Yellows and the Red Yellows form a 4:3 ratio is only slightly over three times the probable error.

Table 6.

Rudbeckia hirta. Crosses between Black Yellows and Red Yellows.

a) F<sub>1</sub> Generation.

Cross	No. Pedigrees	Total P	Total Y
R23 × V83	2	38	0
V83 × R23	2	11	0
R23 × V85	2	15	0
V85 × R23	1	10	0
R23 × V91	2	208	0
V91 × R23	2	77	0
Totals	11	359	0

b) F<sub>2</sub> Generation.

Cross	No. Pedigrees	Total P	Total Y	RY	BY	Untested Y	Ratio P : Y per 16	Dev P.E.
BY × RY, F <sub>2</sub>	3	36	13	10	3	0	11.76 : 4.24 ± 0.765	3.60
RY × BY, F <sub>2</sub>	9	122	84	42	40	2	9.47 : 6.53 ± 0.372	1.27
Totals	12	158	97	52	43	2	9.90 : 6.10 ± 0.335	2.68

## c) Back Crosses with Red Yellows and Black Yellows.

Cross	No. Pedigrees	Total P	Total Y	RY	BY	Untested Y	Ratio P : Y per 2	Dev P.E.
BY × (BY × RY)								
& BY × (RY × BY)	5	162	156	1 <sup>1)</sup>	154	1	1.019 : 0.981 ± 0.039	0.50
(BY × RY) × BY								
& (RY × BY) × BY	4	93	90	0	89	1	1.016 : 0.984 ± 0.050	0.33
BY Totals	9	255	246	1 <sup>1)</sup>	243	2	1.013 : 0.987 ± 0.032	0.59
RY × (BY × RY)								
& RY × (RY × BY)	9	172	180	90	0	90	0.977 : 1.023 ± 0.036	0.63
(BY × RY) × RY								
& (RY × BY) × RY	3	21	13	12	0	1	1.235 : 0.765 ± 0.118	2.03
RY Totals	12	193	193	102	0	91	1.000 : 1.000 ± 0.034	0.00
BY & RY Totals	21	448	439	103	243	93	1.010 : 0.990 ± 0.021	0.49

<sup>1)</sup> No RY expected. There are 243 BY to 1 RY.

Another possibility that cannot be excluded without further breeding experiments is that the double recessive, homozygous for both RY and BY, fails to appear in  $F_2$ . If this be true, the purples and yellows should form a 9:6 ratio and the two types of yellows a 1:1 ratio. The deviation of our purples and yellows from a 9:6 ratio is about equal to the probable error and the deviation of the two types of yellows from a 1:1 ratio is 1.4 times the probable error. Our figures therefore agree well with the assumption of the double recessive failing to appear in the  $F_2$ . Since experimental evidence is lacking other than that offered by the ratios obtained, it seems best to leave the assumption represented in figure 1 as a tentative representation of the type of segregation in the  $F_2$  generation.

## VII. Discussion.

The two yellow cone types offer an example of complementary factors, to use the terminology of the presence and absence hypothesis. The presence of such complementary pairs of factors has been found not to be a rare phenomenon since Bateson and his associates<sup>1)</sup> first demonstrated the existence of two kinds of white Sweet Peas which when crossed throw purples.

The chief interest in the present example from *Rudbeckia* lies in the sharp chemical differentiation possible between genetic types which are similar phenotypically. Wheldale<sup>2)</sup> reports that the whites extracted from different colored varieties of *Mathiola* and *Lathyrus*, though all giving the oxydase reactions, did not give the reaction to the same extent, that is. it varied in intensity. So far as the writer is aware, no other case has been reported than the one in the present paper where a sharp chemical distinction could be established between the genetic groups within a phenotype. It is believed, however, that should thorough tests be made with other material, as striking results could be obtained as with the cone colors of *Rudbeckia*. The advantage to the geneticist of being able to analyse his material without recourse to actual breeding operations is obvious and need not be dwelt upon.

---

<sup>1)</sup> Bateson, W., Saunders, E. R. and Punnett, R. C., 1904. Experimental Studies in the Physiology of Heredity. Rep. Evol. Com. Roy. Soc. Rpt. II.

<sup>2)</sup> Wheldale, M. The Anthocyanin Pigments of Plants. 1916. Univ. Press, Cambridge, Eng. Pg. 212.



### VIII. Summary.

1. In the Black Eyed Susan (*Rudbeckia hirta*), which typically has purple cones, two genetic races have been found with yellow cones.

2. In both races the factor for presence of yellow cones inhibits the production of red pigment throughout the plant.

3. These races are indistinguishable in appearance but show different color changes when their cones are treated with various chemicals.

4. The cones of one race turn black in KOH and NaOH and this race is called Black Yellow; the other race has its cones turn red in KOH and is called Red Yellow.

5. The Black Yellow character and the Red Yellow character are individually inherited as simple Mendelian recessives.

6. When Black Yellows are crossed with Red Yellows the  $F_1$  generation consists of purple coned individuals.

7. In the  $F_2$  generation purples and yellows form a 9:7 ratio.

8. By means of KOH the two yellow types can be distinguished and a 9:4:3 ratio established as illustrated in the colored diagram.

9. It is concluded that the genes for Black Yellow and Red Yellow are located in different chromosomes.

10. The desirability of attempting by means of chemical reagents to resolve phenotypes into genetic groups in other forms is suggested.

#### Plate 9.

Colored diagram to illustrate segregation in  $F_2$  generation from a cross between Black Yellow Cones and Red Yellow Cones in *Rudbeckia hirta*. Cones in parentheses show colors of adjacent cones after treatment with KOH.

## Kleinere Mitteilungen.

### Über spontane Fremdbefruchtung bei Bohnen.

(Mit Bemerkungen zur Psychologie und Erkenntnistheorie der biologischen Forschung.)

Von Dr. F. Lenz, Privatdozent für Hygiene an der Universität München.

(Eingegangen 5. September 1920).

Wenn ich es wage, hier zu einer Frage der Pflanzenphysiologie Stellung zu nehmen, so muß ich mich gewissermaßen vor den eigentlichen Fachleuten entschuldigen. Es handelt sich um eine Angelegenheit, deren methodologische Behandlung genauere botanische Fachkenntnisse nicht voraussetzt, die aber andererseits von sehr weittragender allgemeinbiologischer Bedeutung ist und deren richtige Lösung mir von vielen Botanikern merkwürdigerweise bisher verfehlt worden zu sein scheint. Viele, vielleicht die meisten, Botaniker scheinen der Ansicht zu sein, daß unsere Gartenbohnen obligate Selbstbefruchter seien. So auch Johannsen, der auf diese Voraussetzung seine epochemachenden Versuche über „Erblichkeit in Populationen und reinen Linien“ (1903) gegründet hat. Johannsen hat durch seine Forschungen und durch sein bekanntes Lehrbuch wie kaum ein zweiter die moderne Erblichkeitsforschung gefördert, und die Grundlage seines Lebenswerkes und seines Ruhmes liegt eben in seinen Bohnenversuchen.

Als Hygieniker bin ich natürlich an den Ergebnissen der Forschung auf allgemeinbiologischem Gebiet auf das unmittelbarste interessiert: hängt davon doch die Entscheidung über viele Grundfragen der Hygiene ab. Auch ich zweifelte früher nicht, daß die Voraussetzung der Experimente Johannsens, die obligate Selbstbefruchtung der Bohnen, sichergestellt sei, bis mir einige zufällige Beobachtungen in den letzten Jahren Anlaß gaben, diese Annahme der Botaniker in Frage zu stellen. Aus rein praktischen Gründen, die mit der schwierigen Ernährungslage in Deutschland zusammenhängen, fing ich vor einigen Jahren an, das Gemüse für den Bedarf meiner Familie im Garten selber zu züchten. Von Bohnen baute ich gewöhnliche weiße Buschbohnen, weiße Stangenbohnen und rote Feuerbohnen an, alle in demselben Garten und nur wenige Meter voneinander entfernt. Die Aussaat für das

nächste Jahr gewann ich selbst. Da zeigte sich nun, daß unter den Nachkommen der Buschbohnen mehrere windende Pflanzen waren, was mich auf die Vermutung einer Fremdbestäubung durch Insekten brachte. Diese Erscheinung beobachtete ich sowohl im Jahre 1918 als auch 1919. Darauf wandte ich mich brieflich an Johannsen mit der Frage, ob es sich bei diesen Erfahrungen wohl nicht um Fremdbefruchtung handeln könne. Eine Antwort habe ich nicht erhalten. Von einem andern Botaniker, auf dessen Urteil ich bauen zu können glaubte, erhielt ich die Antwort, es müsse sich wohl um Mutationen handeln; denn Bohnen seien wirklich obligate Selbstbefruchter. Die Annahme von Mutationen wollte mir aber gar nicht einleuchten; nach allem, was wir sonst über Mutationen wissen, wäre es doch sehr merkwürdig gewesen, daß in zwei verschiedenen Jahren bei einer Anzahl meiner Buschbohnen überall dieselbe Mutation aufgetreten sein sollte. Wenn aus windenden Bohnen nichtwindende geworden wären, so wäre mir das vielleicht eher annehmbar gewesen, da es sich dann um gleichartige Defektmutationen hätte handeln können. Die windende Form aber möchte ich auch bei *Phaseolus vulgaris* als die ursprüngliche ansehen. So beschloß ich also, selber die Entscheidung durch weitere Beobachtungen zu suchen: und ich erhielt im Sommer 1920 dann auch Ergebnisse, die einen weiteren Zweifel an der Fremdbestäubung von Bohnen durch Insekten als unberechtigt erscheinen lassen.

Das von mir im Jahre 1920 verwandte Saatgut war folgendes: 1. Die Buschbohne „Hinrichs Riesen“, 2. die Stangenbohne „Zeppelin“, beide zur Spezies *Phaseolus vulgaris* gehörig; 3. gewöhnliche Feuerbohne (*Phaseolus multiflorus*). Das Saatgut war von mir seit zwei Jahren im eigenen Garten gewonnen worden; die Buschbohnen Samen waren nur von nichtwindenden Pflanzen gewonnen. Das Saatgut der Feuerbohne war insofern nicht ganz einheitlich, als einige Pflanzen statt der gewöhnlichen einfarbig zinnoberroten Blüten zweifarbige mit roter „Fahne“ und weißen „Flügeln“ hatten. Im Jahre 1918 bis 1919 hatten die Elternpflanzen auf verschiedenen Beeten gestanden; die Beete waren aber nur einige Meter voneinander entfernt. Irgendwelche Versuche künstlicher Bestäubung wurden nicht gemacht. Die Ergebnisse des Jahres 1920 waren folgende:

Buschbohnen wurden im ganzen etwa 900 Stück ausgesät. Die übergroße Mehrzahl ergab Pflanzen vom Typus der elterlichen „Hinrichs Riesen“, also nichtwindende. 12 Stück dagegen waren windend; und zwar waren 11 übereinstimmend so gestaltet, wie man es von dem Bastard „Zeppelin“ ♂ × „Hinrichs Riesen“ ♀ wohl erwarten durfte. Diese Pflanzen kletterten, aber weniger hoch wie Zeppelin. Während Zeppelin etwa 4 m hoch wurde, erreichten diese nur 2—3 m. An den Blättern zeigte sich nichts Besonderes; die Blattform von Zeppelin und Hinrichs Riesen unterscheidet sich überhaupt nicht sehr. Die Blüten waren rein weiß wie die von Zeppelin, während Hinrichs Riesen mehr oder weniger violett angehauchte Blüten haben. Die



Hülsen waren so lang wie die von Hinrichs Riesen, nämlich 10—12 cm, während die von Zeppelin doppelt so lang sind. In der Breite übertrafen die Hülsen jedoch Hinrichs Riesen und erreichten die Breite der Zeppelin. Die Hülsen waren zuerst grün mit grauvioletter und später weißlich mit rotvioletter Marmorierung, wie das bei Hinrichs Riesen die Regel ist, während die Zeppelin einfarbig grün und später weißlich sind. Alle diese 11 Pflanzen waren gleichförmig gestaltet, so daß man sie wohl als  $F_1$ -Generation der Kreuzung Zeppelin ♂  $\times$  Hinrichs Riesen ♀ ansehen darf. Die Nachzucht im nächsten Jahr ( $F_2$ ) wird weitere Aufschlüsse geben. Unter den Nachkommen der Zeppelin in weiblicher Linie habe ich Bastarde nicht sicher beobachtet; allerdings war die Zahl der ausgesäten Stangenbohnen auch sehr viel geringer, nur etwa 100, so daß nach dem Durchschnitt der Nachkommen von Hinrichs Riesen auch nur einer oder höchstens zwei Bastarde hätten erwartet werden dürfen.

Außer den geschilderten 11 Rassenbastarden erhielt ich nun aber aus Samen, die von Hinrichs Riesen geerntet wurden, auch einen unzweifelhaften Speziesbastard, also Feuerbohne ♂  $\times$  Hinrichs Riesen ♀. Dieser Bastard erreichte nur eine viel geringere Höhe als die Feuerbohnen, knapp  $2\frac{1}{2}$  m gegen 4—5 m. Aus dem Grundstamm gingen drei windende Stengel hervor, deren jeder wieder eine Anzahl nichtwindende Seitensprosse von 30—50 cm Länge trieb. Bei der Feuerbohne dagegen winden auch die Seitensprosse. Die Seitensprosse des Bastards hatten je eine lange Blütentraube am Ende; außerdem saßen kurzgestielte Blüten in den Blattwinkeln nach Art von *Phaseolus vulgaris*. Die Blütenfarbe war heller als bei der Feuerbohne, nicht gelblichrot, sondern einfach hellrot, nach Rosa neigend. Die Blüten setzten regelmäßiger Frucht an als bei Feuerbohnen. Die einzelnen Hülsen enthielten aber nur wenige Samen, 1, 2, auch 3, während Hinrichs Riesen 6—8—10 Samen in einer Hülse haben und auch die Feuerbohne wenigstens 3 im Durchschnitt, oft aber auch 4—6. Dieser schlechte Samenansatz dürfte auf die Bastardnatur zurückzuführen sein. Die Hülsen machen den Eindruck krankhafter Störung: wo die Samen sitzen, sind sie bauchig aufgetrieben und dann wieder auf längere Strecken ganz dünn. Die Samen sehen aus wie etwas verkümmerte Feuerbohnen Samen. Die Hülsen sind außen tintenschwarz marmoriert, während die von Hinrichs Riesen viel blasser (violett) marmoriert und die der Feuerbohne einfach grün sind. In dieser Hinsicht liegt also offenbar eine „Kreuzungsneuheit“ vor. Die Oberfläche der Hülse ist nicht so rauhaarig wie bei der Feuerbohne, aber auch nicht so glatt wie bei Hinrichs Riesen. Die Blätter ähneln mehr denen der Feuerbohne.

Selbst wenn man an der Bastardnatur der oben geschilderten windenden Abkömmlinge von Hinrichs Riesen noch zweifeln wollte, so läßt doch dieser offenbare Bastard zwischen zwei verschiedenen guten Arten keinen Zweifel mehr zu, daß spontane Fremdbefruchtung auch bei *Phaseolus vulgaris* vorkommt. Dann aber kommen natürlich auch zwischen den verschiedenen

Linien der Buschbohnen spontane Kreuzungen vor; und ich glaube schließen zu dürfen, daß zwischen den Pflanzen desselben Beetes Fremdbefruchtung durch Insekten erheblich häufiger vorkommt als zwischen Buschbohnen und Stangenbohnen, die auf verschiedenen Beeten stehen. Die Häufigkeit der Bastarde unter den aus Samen der Buschbohnen hervorgegangenen Pflanzen war unter den Bedingungen meines Versuches  $1,3 - 1,1\%$ , wenn man mit dreifachem Standardfehler rechnet. Ich möchte also vermuten, daß ein erheblicher Bruchteil der Samen von Buschbohnen außerdem aus Fremdbestäubung zwischen den verschiedenen Pflanzen desselben Beetes hervorgegangen sei. Im Jahre 1919 war der Prozentsatz der windenden Bohnen (aus Saat von 1918) nach meiner Schätzung erheblich größer. Die Anordnung der Beete im Jahre 1919 war leider nur nach gartentechnischen Gesichtspunkten ohne Rücksicht auf den Versuch erfolgt; sonst hätte sich wohl auch ein höherer Prozentsatz für 1920 erzielen lassen. Ich möchte heute zum Nachweis von Fremdbestäubung folgende Anordnung der Beete für die zweckmäßigste halten: eine lange Wand von Stangenbohnen in westöstlicher Richtung und unmittelbar vor der südlichen Front ein Beet mit Buschbohnen, die etwas später gesät werden, weil sie im Durchschnitt schneller zur Blüte kommen als die Stangenbohnen. Da in meinem Garten Buschbohnen und Stangenbohnen zu gleicher Zeit ausgesät wurden, so dürfte auch das zur Herabdrückung des Kreuzungsprozentes beigetragen haben.

Unter den in diesem Jahre gewonnenen Samen von Hinrichs Riesen befinden sich 13 Stück, welche nicht einfach weiß wie die Samen der Mutterpflanze sind, sondern schwarz marmoriert wie die der Feuerbohne. Im übrigen sind diese Samen nur so groß wie die von Hinrichs Riesen, während die der Feuerbohne 4—6 mal so schwer sind. Wie diese Samen entstanden sind, weiß ich nicht. Die Nachzucht im nächsten Jahr wird wohl Aufschluß geben.

Unter den Feuerbohnen, welche ich im Jahre 1919 als Saatgut gewann, waren mehrere porzellanglänzend weiß, aber von der Größe gewöhnlicher Feuerbohnen. Die Mutterpflanzen waren sicher aus Feuerbohnen Samen hervorgegangen, die wie gewöhnlich violett mit schwarzer Marmorierung waren. Aus diesen weißen Feuerbohnen Samen entwickelten sich in diesem Jahre meist rotblühende Feuerbohnen, zum kleineren Teil aber auch weißblühende und zum noch kleineren rot-weiß blühende. Ich möchte diese weißsamigen Feuerbohnen nicht für Speziesbastarde halten, weil der Typus der Pflanzen sonst ganz dem gewöhnlicher Feuerbohnen entspricht. Daß dieses Auftreten weißer Samen und weißer Blüten als Mutation zu deuten sei, möchte ich auch nicht annehmen; da ich in benachbarten Gärten mehrfach weiße Feuerbohnen gesehen habe, führe ich deren Auftreten in meinem Garten vielmehr einfach auf Fremdbestäubung durch Insekten aus anderen Gärten zurück. Das offenbare Aufspalten in diesem Jahre spricht ja ziemlich eindeutig

dafür: ebenso der Umstand, daß auch aus gewöhnlichen Feuerbohnen zwei weißblühende Pflanzen hervorgingen.

Noch eine andere abweichende Samenform trat 1919 unter meinen Feuerbohnen auf, obwohl ich sowohl 1918 wie 1919 ausschließlich solche von violetter Grundfarbe und schwarzer Marmorierung ausgesät hatte, nämlich bräunlichweiße mit brauner Marmorierung, die durchschnittlich klein sind als gewöhnliche Feuerbohnen Samen. Die aus diesen braun gefleckten kleinen Samen hervorgegangenen Pflanzen blühten alle rot. Auch sonst war im Typus der Pflanzen kein Unterschied gegenüber gewöhnlichen Feuerbohnen zu bemerken. Da auch diese Samenform bei Bohnen in Gärten der Nachbarschaft vorkommt, führe ich ihr Auftreten in meinem Garten ebenfalls auf Übertragung von Pollen durch Insekten zurück. Schließlich beobachtete ich noch das Auftreten einer Feuerbohne mit rosa Blüten ohne gelben Ton: vielleicht handelt es sich hier um eine Mutation.

Die aus den weißen Samen hervorgegangenen Pflanzen lieferten nur zum kleinen Teil wieder weiße Samen; die große Mehrzahl dagegen Samen von der gewöhnlichen Farbe der Feuerbohne. Das spricht dafür, daß Fremdbestäubung bei *Ph. multiflorus* ganz überwiegt und daß jene ungewöhnlichen Samenfarben auf rezessiven Anlagen beruhen. Die weißblühenden Exemplare der Feuerbohne ergaben ausschließlich auch weiße Samen, die rot-weiß blühenden weißliche braun gefleckte Samen. Die Samenfarbe folgt also stets der Blütenfarbe; sie wird ausschließlich von der Mutterpflanze bestimmt. Dagegen können aus gleich gefärbten Samen Pflanzen mit verschiedener Blütenfarbe hervorgehen.

Meine Feuerbohnen und auch meine Gartenbohnen wurden von Insekten stark befliegen, in erster Linie von Bienen, sodann von Hummeln, seltener von Schmetterlingen und Fliegen. Allerdings setzen sich die Bienen und Hummeln gewöhnlich nicht auf die sogenannten „Flügel“ der Blüte, sondern die Hummeln beißen von hinten ein Loch durch den Kelch und verschaffen sich auf diese Weise Zugang zum Nektar. Die Bienen lecken dann die Reste aus, welche die Hummeln übrig gelassen haben, auch versuchen die Bienen, selbständig Löcher zu nagen oder doch vorhandene zu erweitern. Sehr wichtig ist nun weiter die Beobachtung, welche ich in einer ganzen Anzahl von Fällen machen konnte, daß die Bienen sich gelegentlich auch auf die „Flügel“ der Blüte setzen und von dort aus zum Nektar vorzudringen suchen. Dabei dürfte die Fremdbestäubung zustandekommen. Von Hause aus ist die Bohnenblüte ganz offensichtlich auf Fremdbestäubung eingerichtet. Staubfäden und Stempel liegen in einem doppelt gewundenen schneckenhausartigen Behälter, welcher dem „Schiffchen“ in der Erbsenblüte entspricht und welchen ich die „Schnecke“ nennen möchte. Wenn man die Blüte von vorn betrachtet, so ist die „Schnecke“ nach links gewunden. Am Ende der zweiten, kleineren Windung liegt eine Öffnung, aus der die Geschlechtsorgane der Blüte bei leichtem Druck auf die „Flügel“,



wie in die Bienen beim Niedersetzen ausüben, spiralig hervortreten. Wenn der Druck nachläßt, so ziehen sich der Stempel und die ihn scheidenförmig umgebenden Fäden wieder in das Innere der Schnecke zurück, so daß sie z. B. gegen Feinde geschützt sind. Es ist ein außerordentlich sinnreicher Mechanismus, der ganz offenbar der Fremdbestäubung dient. Allerdings glaube ich, daß die Bohneblüte nicht in erster Linie an Insekten angepaßt ist, sondern an Kolibris. Beide Bohnenarten stammen ja aus dem tropischen Amerika, wo sie als Schlingpflanzen in den Bäumen klettern: und es ist bekannt, daß die Kolibris gerade an den Blüten von Schlingpflanzen mit Vorliebe saugen, ähnlich wie Sphingiden. Gegen eine eigentliche Insektenanpassung spricht auch die zinnoberrote Farbe der Feuerbohne: denn es ist meines Erachtens durch v. Frisch und Knoll endgültig erwiesen, daß Bienen und andere Insekten jene langwelligen Lichtstrahlen, die wir als Rot empfinden, nicht als Farbe sehen. Bei uns lassen sich die Bienen durch die Gelbkomponente der Blütenfarbe von *Ph. multiflorus* leiten, was aber nur ein kümmerlicher Ersatz ist, während das leuchtende Rot durch Kolibris gezüchtet worden sein dürfte, für welche sich diese Farbe viel besser von dem Grün der Blätter abhebt. Die Bienen dienen der Feuerbohne bei uns also wohl nur als technische Nothilfe der Befruchtung, und damit hängt es auch wohl zusammen, daß bei uns die meisten Blüten der Feuerbohnen überhaupt unbefruchtet abfallen. Aus diesem Grunde glaube ich auch, daß Selbstbestäubung bei Feuerbohnen kaum vorkommt, jedenfalls nur als Ausnahme.

Bei *Phaseolus vulgaris* dagegen ist Selbstbestäubung sicher die Regel. Jede Blüte setzt hier in der Regel auch Frucht an, obwohl nur ein kleiner Teil durch Insekten befruchtet wird. Daß auch bei der wilden Stammform der gewöhnlichen Gartenbohne Selbstbefruchtung die Regel sei, möchte ich bezweifeln. Dagegen spricht der erwähnte komplizierte Mechanismus der Anpassung an die Fremdbestäubung. Bei vielen unserer Kulturpflanzen aber wirkt dauernd Selektion auf die Züchtung von selbstbestäubenden Rassen hin. Linien mit Anlage zur Selbstbestäubung werden eben ganz von selber bei der künstlichen Zucht bevorzugt, weil sie auch unter ungünstigen Witterungsverhältnissen noch Samen tragen. Darum ist bei den meisten unserer wichtigen Kulturpflanzen Selbstbestäubung die Regel geworden, wenn auch nicht ausnahmslose Regel. Bei Erbsen, die ich seit Jahren in größerem Maßstabe als Bohnen züchte, habe ich nie auch nur eine Andeutung von Fremdbestäubung beobachtet. Saatgut von Erbsen ergab mir stets ausnahmslos Pflanzen vom Typus der Mutterpflanze. Ob selbstbestäubende Pflanzen auch in der freien Natur, wo sie der schützenden Hand des Züchters entzogen sind, sich auf die Dauer im Kampfe ums Dasein behaupten können, erscheint mir zweifelhaft. Ja, ich zweifle sogar, ob nicht auch unsere selbstbefruchtenden Kulturpflanzen schließlich entarten werden, weil krankhafte Abartungen einzelner Erbinheiten ohne Amphimixis niemals

wieder aus einem Stamme herausgebracht werden können. Ich sehe den Sinn der Amphimixis überhaupt darin, daß sie die Kombination von Anpassungen erleichtert und damit die Erhaltung und Steigerung der Gesamtanpassung im Zusammenwirken mit der natürlichen Auslese.

Damit bin ich bei dem gegenwärtig so unbeliebten Thema der natürlichen Auslese angekommen. Die Abneigung gegen die Darwinsche Selektionstheorie kommt ja überall in Johannsens Lebenswerk zum Ausdruck; und man kann wohl sagen, daß der äußere Erfolg seines Werkes zum großen Teil weniger auf die gewiß außerordentlich große sachliche Bedeutung als vielmehr eben auf diese Absage gegen den „Darwinismus“ zurückzuführen ist, wenigstens bei vielen Geistern zweiten und folgenden Ranges. Wie aber nun, wenn eine unentbehrliche Voraussetzung der Johannsenschen Bohnenversuche fällt, werden damit nicht auch seine Einwände gegen die Darwinsche Selektionstheorie gegenstandslos? Über eines ist für mich kein Zweifel mehr. Die Johannsenschen Bohnenversuche, welche in allen Lehrbüchern eine so große Rolle spielen, sind als beweisende Belege für seine theoretischen Lehren nicht verwendbar. In der zweiten Auflage der „Elemente“ ist allerdings nirgends direkt ausgesprochen, daß die Bohnen obligate Selbstbefruchter seien; aber das Verhalten „reiner Linien“ ist an Bohnen demonstriert. Nun ist aber Johannsens Definition der „reinen Linie“ auf sein klassisches Versuchsobjekt, die Buschbohne in gewöhnlicher Gartenkultur, nicht anwendbar, weil er den Begriff der „reinen Linie“ ausdrücklich von der Bedingung der absoluten Selbstbefruchtung abhängig gemacht hat. Darum brauchen diese theoretischen Vorstellungen freilich nicht falsch zu sein; und ich stehe nicht an, mich nach wie vor sowohl zu Johannsen als auch zu Darwin zu bekennen, obwohl das heute vielen als ein Widerspruch erscheinen wird.

Es ist ja möglich, daß Johannsen in seinen Prinzeßbohnen zufällig eine obligat selbstbefruchtende Bohnenrasse hatte; denn es ist durchaus vorstellbar, daß es eine solche geben mag. Vielleicht flogen dort, wo er seine Versuche durchführte, auch so wenige Bienen, daß Fremdbefruchtung praktisch keine Rolle spielte. Ja, auch bei einer Häufigkeit der Fremdbefruchtung, wie ich sie fand, überwiegt offenbar die Selbstbefruchtung bei Buschbohnen immerhin so sehr, daß man sich nicht zu wundern braucht, wie Johannsen trotz seiner irrigen Voraussetzung zu seinen Resultaten, die ich theoretisch für durchaus richtig halte, gekommen ist. Man brauchte nur anzunehmen, daß er zufällig keine fremdbestäubten Bohnen zur Weiterzucht verwandt habe, wofür eine nicht ganz geringe Wahrscheinlichkeit spricht. Das alles aber ändert nichts an der Schlußfolgerung, daß er zufälligerweise durch Fremdbestäubung auch ganz andere Resultate hätte haben können. Angenommen nun, Johannsen hätte unter der Voraussetzung obligater Selbstbefruchtung mit reinen Bohnen andere Ergebnisse

gehabt, hätte er dann wohl geschlossen, daß Selektion doch typenverschiebend wirke? Daß also Darwin recht hatte?? Wer nur einigermaßen die Psychologie der großen Forscher kennt, weiß, daß diese Frage unbedingt mit Nein zu beantworten ist. Johannsen wäre durch ein Ergebnis infolge zufälliger Fremdbestäubung nicht irregeführt worden; sondern er hätte sich dann wohl veranlaßt gesehen, die Annahme der obligaten Selbstbestäubung der Bohnen einer Nachprüfung zu unterziehen.

Im übrigen sprechen auch Johannsens Ergebnisse in ihrer tatsächlichen Form durchaus nicht gegen Darwins Lehre. Darwin selber hat ja gar nicht behauptet, daß durch Selektion direkt neue Idiovariationen entstehen. Durch die verschiedene Erhaltungswahrscheinlichkeit und die verschiedene Vermehrung, d. h. eben durch Selektion, werden aber jene Biotypen ausgewählt, auf denen neue Idiovariationen entstehen. Und da die Natur neuer Idiovariationen sehr wesentlich von dem Mutterboden abhängt, auf dem sie entstehen, so wird indirekt durch Selektion auch deren Natur entscheidend mitbestimmt. Durch diese Bestimmung des Mutterbodens der Mutationen sowie durch die verschiedene Erhaltungswahrscheinlichkeit der Kombinationen entsteht die erbliche Anpassung der Lebewesen. Die Selektionstheorie bietet die einzige mit der mechanistischen Gesetzlichkeit der Natur vereinbare Erklärung der Anpassung. Das Zustandekommen der Anpassung im allgemeinen und im besonderen aber ist das eigentliche Zentralproblem der Biologie, welches sie von der Physik und Chemie unterscheidet. Man kann die Anpassung nicht durch Anpassung erklären, wie die Lamarckianer, wenn auch mit verhüllenden Worten tun, und wie im Grunde auch Johannsen tut, wenn er sagt, daß „Zweckmäßigkeit“ offenbar mit „Organisation“ überhaupt gegeben sei. Daß diese beiden Worte im Grunde nur dasselbe besagen, bestätigt uns Johannsen selber, indem er sagt, daß ein durchgeführter „unzweckmäßiger Organismus“ ein Widerspruch in sich selber sei. Und wenn er weiter sagt, daß ein normaler Organismus eben zweckmäßig, d. h. selbsterhaltend reagieren müsse, weil er andernfalls nicht im „dynamischen Gleichgewicht“ sei, so verbirgt sich hinter diesen Worten eine, wenn auch nicht weiter ausgeführte Selektionstheorie. (Elemente, 2. Aufl., S. 463/64.)

Derartige Überlegungen pflegt Johannsen freilich als „Spekulation“ abzutun, und er führt dieses Schlagwort mit Vorliebe auch gegen die Anhänger der Darwinschen Selektionstheorie ins Feld. Wenn aber die Bohnen keine obligaten Selbstbefruchter sind, so folgt daraus, daß auch die von ihm errungenen Erkenntnisse, die ich, wie gesagt, sehr hoch anschlage, nicht auf reiner induktiver Erfahrung beruhen, sondern zum guten Teil eben auf — Spekulation. Das ist nach meiner Ansicht kein Tadel. Johannsens Lehre vom Phaenotypus und Genotypus, seine Darlegungen über Erbllichkeit in reinen Linien und in Populationen, seine Kritik der biometrischen Schule, seine lichtvolle Darstellung der Variationsstatistik und vieles andere mehr



werden bleibende Bedeutung haben, ganz unabhängig davon, ob das besondere Material, an dem diese Erkenntnisse dargelegt wurden, dazu geeignet war oder nicht. Der Kliniker Martius sieht in seinem Buche „Konstitution und Vererbung“ das Verdienst Johannsens in dessen „Begriffs-konstruktionen“, und er hat nicht so unrecht damit.

Gewiß kann eine Spekulation falsch sein; aber das kann auch bei einer Induktion vorkommen; und wenn man einem Naturforscher aus der „Spekulation“ als solcher einen Vorwurf macht, wie das heute üblich ist, so zeugt das von ungenügender Kenntnis der erkenntnistheoretischen und psychologischen Bedingungen naturwissenschaftlicher Forschung. Reine Spekulation kann Erkenntnis liefern, wie das Beispiel der Mathematik zeigt; reine Induktion aber niemals. Es gibt überhaupt keine reine Induktion ohne spekulative Voraussetzungen. Schon die Grundlagen der induktiven Methode als solcher sind nie und nimmer induktiv beweisbar. Daß wir durch die induktive Methode gesicherte Erkenntnis gewinnen können, ist eine metaphysische Hypothese. Ich wähle absichtlich das Wort „metaphysisch“, obwohl es auf viele Zeitgenossen wirkt wie das rote Tuch auf ein bekanntes Tier. Metaphysisch ist alles, was nicht beweisbar ist. Das aber gilt von den Voraussetzungen der induktiven Methode. Es gilt sogar von den mathematischen Axiomen. Auch diese sind unbewiesen und unbeweisbar, eben weil sie die Voraussetzung aller Beweise sind. Ja, aber sie sind unmittelbar gewiß, wird man mir vielleicht einwenden. Dagegen ist aber zu erinnern, daß die moderne Mathematik die euklidischen Axiome durchaus problematisch nimmt. Axiome sind Hypothesen, sagt der Bonner Mathematiker Study in seinem Buche über das Raumproblem. Kant hat hier von „Erkenntnis a priori“ gesprochen und eine solche durch seine „transzendente Methode“ sicherstellen wollen. Es ist ihm nicht gelungen. Er setzte den Erkenntniswert der Mathematik und der exakten Wissenschaft eben schon voraus. Dagegen ist auch nichts zu sagen, solange man sich des hypothetischen Charakters dieser Voraussetzungen bewußt bleibt. Auch die Gesetzmäßigkeit der Natur und die Kausalität alles Geschehens sind derartige metaphysische Voraussetzungen. Die bloße Induktion zeigt uns nur ein Neben- und Nacheinander von Erscheinungen; die ursächliche Verknüpfung denken wir in die Erscheinungen erst hinein. Gewisse Forscher, welche die reine Induktion überschätzen, wie Verworn, haben daher den Ursachenbegriff aus der Naturforschung überhaupt ausschließen wollen, offenbar zu Unrecht. Aber wir sollten uns einmal klar machen, daß er im Grunde metaphysisch, weil aus Erfahrung nicht beweisbar ist. Dasselbe gilt von manchen andern Dingen, die uns selbstverständlich sind. Daß unsere Mitmenschen ein seelisches Innenleben haben wie wir und nicht bloße Automaten sind, ist unbeweisbar. Dasselbe gilt sogar vom Dasein der Welt. Und wenn wir doch nicht an allen diesen Dingen zweifeln, so ist das eben ein metaphysischer Glaube.

Es ist nicht meine Absicht, hier für Dogmatismus oder Skeptizismus einzutreten; ich wollte nur ein wenig den Glauben erschüttern, daß reine Induktion die allein Erkenntnis machende Methode sei, indem ich daran erinnerte, daß jede Induktion nichtinduktive Voraussetzungen machen muß. Ich unterschätze ganz gewiß nicht den Wert der induktiven Methode; aber man soll auch den Wert der Spekulation nicht so unterschätzen, wie das heute modern ist. Die mathematischen Axiome, die Gesetzmäßigkeit der Natur sind unsere gewissesten Erkenntnisse, obwohl sie nur durch „Spekulation“ erschlossen werden können. Alle induktive Erkenntnis ist demgegenüber sekundär, weil sie von der Richtigkeit jener primären Hypothesen abhängig ist, und für den praktischen Bedarf genügt ihre Sicherheit. Die größten Erkenntnisse werden durch das Zusammenwirken vorsichtiger Spekulation und vorsichtiger Induktion gewonnen, wie wir auch an dem Beispiel der großen Biologen, an Darwin, Weismann, Johannsen verfolgen können. Und wenn jeder von ihnen Fehler gemacht hat, so können wir uns trösten mit dem Worte Voltaires: Es ist das Vorrecht des Genies, große Fehler zu machen.

Die größten Entdeckungen und Erfindungen sind in der Regel nicht die Folge strenger Induktion, sondern sie pflegen von ihren Schöpfern in einer Art intuitiver Erleuchtung erfaßt zu werden. Der große Mathematiker Gauss hat einmal gesagt, seine Resultate habe er schon; er wisse nur noch nicht, wie er zu ihnen gelangen werde. Wenn die Theologen von „Offenbarung“ reden, so ist das auch nicht schlechter und nicht besser. Den großen Forschern aber dient die induktive Arbeit dazu, das Erschaute zu belegen und andern Menschen zugänglich zu machen, was erfahrungsgemäß noch dazu nur unvollkommen zu gelingen pflegt.

Die bloßen Tatsachensammler sind nie die größten Forscher gewesen und die Zeiten der bloßen Induktion nicht die großen Epochen in der Geschichte der Wissenschaften. Als Johannsen die Biologie auf den Weg der exakten Wissenschaften wies, da schwebten ihm Physik und Chemie als Vorbilder vor. Nun, Physik und Chemie sind heute unverkennbar in ein spekulatives Stadium getreten, in dem die induktive Arbeit freilich unentbehrliche Handlangerdienste leistet. Die Biologie wird ihnen auf diesem Wege folgen, und Johannsen ist seiner Zeit darin vorausgegangen. Daß seine induktive Arbeit nicht einwandfrei war, kann der allgemeinen Wahrheit der von ihm erschauten Erkenntnisse keinen Eintrag tun. Ja, wenn wir annehmen müßten, daß ohne seinen Irrtum im Falle der Bohnenbefruchtung sein großes Werk nicht zustande gekommen wäre, so müßten wir dem glücklichen Zufall seiner Selbsttäuschung dankbar sein.

## Fremd- und Selbstbefruchtung bei Bohnen nach Ausleseversuchen.

Von Dr. E. Schiemann.

(Eingegangen 5. November 1920.)

Nach Vereinbarung mit Herrn Dr. Lenz möchte ich in unmittelbarem Anschluß an die vorstehenden Mitteilungen über spontane Fremdbefruchtung bei Bohnen über gleichartige Beobachtungen berichten, die ich gelegentlich von Ausleseversuchen in den Jahren 1917—1920 im Institut für Vererbungsforschung der Landwirtschaftlichen Hochschule in Potsdam gemacht habe.

Bei Begründung des Instituts Östern 1914 war ein Sortiment von 11 Bohnenvarietäten vorhanden, die z. T. seit 1906 von Herrn Professor Baur in Reinkultur gezogen waren, in der Weise, daß immer eine kräftige typische Pflanze das Stammmaterial zur Fortführung der reinen Linie abgab; darunter befand sich neben acht anderen Buschbohnen eine der von Johannsen gezogenen Linien der gelben Prinzeßbohne (Linie 52 — 1908) bei uns *Ph. 2*; außerdem drei Stangenbohnen, von

Tabelle 1. Aufspaltung der 1918

	1  Sorte	2 3 4			5 6 7			8 9	
		Aussaat 1918			1918 isolierte Typen			Aussaat 1919	
		Anzahl Phänotypen	Anzahl Individuen	Saat Nr. 1918	im ganzen	Busch- bohnen	Stangen- bohnen	Anzahl Familien	Saat Nr.
I	Rumän. Bohnen	4	26	2—5	5	5	0	5	619—623
II	Potsdamer Handelssame	14	70	6—20	49	37	12	36	624—660
III	Donäueschinger	25	25	21—45 114—119	14			9	661—666 707—709
IV	Schefflenzer	46	116	46—91	72	27	45	30	667—701



denen zwei, arabische scharlachrote Riesen *Ph.* 14 (rotblühend) und russische weiße Riesen *Ph.* 8 (weißblühend) zu *Phas. multiflorus* gehören. In den nächsten Jahren kamen einzelne neue Typen hinzu, so daß 1917 neun Sorten Buschbohnen, drei Stangenbohnen *Ph. vulgaris* und die beiden Varietäten von *Phas. multiflorus* in Reinkultur vorhanden waren. Die Sorten hatten sich in dieser Zeit rein gehalten, es waren stets nur kleine Parzellen bestellt. 1918 kam neues Material hinzu, so daß die 1918er Aussaaten nach der Herkunft des Saatgutes in vier Gruppen geteilt wurden. (Tab. 1, Spalte 1—4.)

I. Aus einer Feldsendung aus Rumänien (Eßwaren, Herkunft unbekannt) wurden vier Phänotypen ausgelegt, insgesamt 26 Samen (Saat Nr. 3—5).

II. Im Jahre 1917 war im Institut ein größeres Gelände feldmäßig mit Buschbohnen bestellt, wozu das Saatmaterial aus einer Potsdamer Samenhandlung bezogen wurde. Aus der Ernte 1917, die zum Verkauf bestimmt, im ganzen, nicht nach Pflanzen getrennt, eingebracht wurde, habe ich dann alle nach Größe, Form und Farbe verschiedenen Samen ausgelesen, um möglichst viel verschiedenartige Typen

isolierten Typen verschiedener Herkunft.

10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Konstante Familien						Spaltende Familien		Gesamt-Individuenzahl	Einzelabweicher	
im ganzen	%	Typus A	%	Typus B	%	Typus C	%		Anzahl	%
5	100	3	60	2	40	0	—	92	2	2,18
11	30,2	10	27,5	1	2,7	25	69,5	829	2 <i>mult.</i>	0,24
									5 <i>vulg.</i> hoch	0,60
									2 „ Buschb.	0,24
8	88,9	6	66,7	2	22,2	1	11,1	72	9	1,08
									2	2,78
27	90,0	23	76,7	4	13,3	3	10,0	643	5	0,78
Selbstbefruchtung 1918				Fremdbefruchtung 1917		Fremdbefruchtung 1917 oder früher			Fremdbefruchtung 1918	

für das Sortiment zu gewinnen. Die Samen wurden 1918 unter Nr. 6—20 ausgelegt, 14 Phänotypen mit insgesamt 70 Samen.

III. Von einem Felde bei Donaueschingen brachte Herr Professor Baur eine größere Anzahl Samen mit, aus denen 25 Phänotypen — je ein Same — unter Nr. 21—45 und 114—119 zur Aussaat kamen (fünf davon keimten nicht oder gingen später zugrunde).

IV. Die vierte Gruppe stammte aus feldmäßigem Anbau aus Mittel-Schefflenz bei Heidelberg. Ich isolierte daraus 46 Phänotypen, mit 166 Samen, die als Nr. 46—91 ausgelegt wurden; es waren größtenteils Stangenbohnen.

Schon die 1918er Ernte zeigte, daß die als phänotypisch gleichen, unter einer Saatnummer vereinigten Samen vielfach ein genetisch ganz inhomogenes Material darstellten, was eine genauere Untersuchung für 1919 herausforderte. Es wurde daher aus den 1918 nach Pflanzen geernteten Samen der vier Gruppen eine Auslese gemacht und zwar (Spalte 5—7) aus der Deszendenz der 1917er

4 Phänotypen von Gruppe I: 1918 5 Genotypen; 5 Buschb.,

14	"	"	"	II	"	49	"	37	"	12 Stangenb.,
25	"	"	"	III	"	9	"	4	"	5 "
46	"	"	"	IV	"	72	"	27	"	45 "

Aus gartentechnischen Gründen konnten nur die Buschbohnen weiter verfolgt werden (mit wenigen Ausnahmen). Die so isolierten Genotypen sollten nun, wenn die Voraussetzung der obligaten Selbstbefruchtung zutraf, ausschließlich ihresgleichen hervorbringen. Es wurden deshalb 1919 dieselben vier Gruppen wieder ausgesät und zwar bezw. 5, 36, 9 und 30 Familien (Spalte 8—9). Das Resultat entsprach nicht der Voraussetzung; vielmehr sind unter den 1919er Familien drei Typen zu unterscheiden:

A. völlig einheitliche, der Aussaatpflanze gleichende: sie entsprachen der Voraussetzung; die Mutterpflanze, einmal isoliert, kann als Repräsentant einer reinen Linie angesehen werden: alle Individuen dieser A-Familien sind aus Selbstbefruchtung der Mutterpflanze hervorgegangen<sup>1)</sup>;

B. solche Familien, die bis auf ein oder zwei Pflanzen der Mutterpflanze gleichen; auch die Mutterpflanze dieser Familien kann als Repräsentant einer reinen Linie gelten<sup>1)</sup>. Die Einzelabweicher 1919 aber

<sup>1)</sup> Bezüglich einer Einschränkung siehe Lenz, S. 252.

müssen als Bastarde angesehen werden, hervorgegangen aus Bestäubung einzelner — oder auch nur einer — Blüte der im übrigen sich selbst befruchtenden Mutterpflanze mit dem Pollen einer andern Busch-(oder Stangen-)bohnenippe: sie stellen somit  $F_1$ -Bastarde dar. Um diese Annahme zu verifizieren, wurden alle diese Abweicher 1920 ausgesät; sie zeigten eine typische  $F_2$ -Aufspaltung. Somit weist jede B-Familie auf Selbstbefruchtung 1917, aber spontane Fremdbefruchtung im Jahre 1918 hin;

C. solche Familien, die nach Art einer  $F_2$  aufspalten, wobei vielfach der ( $F_1$ -) Muttertypus wieder auftritt und zwar häufig, wie bei komplizierten Spaltungen zu erwarten, in größerer Anzahl als die anderen Phänotypen. Diese Familien weisen also auf eine spontane Fremdbefruchtung spätestens im Jahre 1917, wo sie gesammelt wurden, hin; doch können wir ebensowohl auch  $F_3$ - und  $F_4$ -Generationen früherer Kreuzungen vor uns haben, was insbesondere daraus zu entnehmen ist, daß auch schon die 1917 aus dem genetisch unbekannten Material als phänotypisch gleich herausgewählten Bohnen vielfach verschiedene Deszendenz hatten.

Sehen wir uns nun an, wie sich diese drei Typen von Familien auf die vier Gruppen verteilen (Tab. 1, Spalte 10—17), so ergibt sich folgendes:

I. Feldsendung aus Rumänien: Die fünf im Jahre 1918 isolierten Phänotypen sind 1919 konstant; d. h. das Saatmaterial für 1918 war 1917 zu 100% aus Selbstbefruchtung hervorgegangen. Drei Familien = 60% sind rein. In zwei Familien = 40% ist je ein Abweicher. Die Bastardnatur des einen (S. 19<sup>1</sup>), 623 ist 1920 festgestellt (S. 20, 260). Die zweite Abweichung betraf nur zwei Samen einer Hülse, die nur in der (durch die Kötyledonen mitbestimmten) Form des Samens ( $8 \times 13$  gegen  $8 \times 9$ —11 mm) kenntlich waren und als Xenien angesehen werden müssen. Sie gaben (1920, 235a) zwei gleichartige Pflanzen mit buntmarmoriertem Samen, wie sie für viele  $F_1$  charakteristisch sind, und sollen im nächsten Jahr auf Aufspaltung hin ausgelegt werden. Von den 1919 ausgelegten 92 Samen waren also 91 durch Selbst-, einer durch Fremdbestäubung im Jahre 1918 entstanden. Eine der 1919 blühenden Blüten war, schon 1919 nachweislich, fremdbestäubt.

II. Potsdamer Handelssame. Von den 14 nach Samentypen ausgesäten Nummern erhielt ich 1918 49 verschiedene Typen, darunter 12 Stangenbohnen. Da das 1917er Material von Buschbohnen ge-

<sup>1</sup>) S. 19 usw. bedeutet Saat 1919.



nommen war, so sind diese Stangenbohnen alle auf frühere Bastardierungen zurückzuführen. Von 36 Buschbohnen, die 1919 ausgelegt wurden, waren nur 10 = 27,5% ganz konstant (A-Familien), also reine Linien. An B-Familien, konstant mit einem Einzelabweicher unter 18 typischen Pflanzen wurde nur eine beobachtet (S. 19, 633) = 2,7% — insgesamt also  $27,5 + 2,7 = 30,2\%$  konstante Familien, abzuleiten aus Selbstbefruchtung im Jahre 1917. 25 Familien = 69,8% spalteten nach Art der  $F_2$  (C-Familien), gehen also auf Fremdbefruchtung 1917 oder früher zurück.

Wie der Einzelabweicher der B-Familie auf eine Fremdbefruchtung im Jahre 1918 hinweist, so machten sich auch in einzelnen spaltenden C-Familien Einzelabweicher kenntlich. Es waren das in vier Buschbohnenfamilien zu je 30 — nach der Samenfarbe spaltenden — Individuen jeweils 1, 1, 2 und 3 Stangenbohnen und zwar in drei Familien vom Typus *Phas. vulgaris* mit kleinen hellvioletten Blüten und Samen von der Form des *Phas. vulgaris*: (die Stellung der Cotyledonen wurde leider nicht vermerkt:) eine Familie dagegen enthielt zwei typische Feuerbohnenbastarde, rotblühend mit etwas bläulichem Ton und hellroten Flügeln, und Samen von der Art aber etwas kleiner als *Ph. 14*, arabische scharlachrote Riesen. Da der hohe Wuchs dominiert, die 1917er Mutterpflanzen aber Buschbohnen waren, so sind diese sieben im Jahre 1919 aufgetretenen Stangenbohnen als  $F_1$ -Bastarde anzusehen: d. h. es haben 1918 unter 829 Befruchtungen von Buschbohnen zwei Fremdbefruchtungen durch *Phas. multiflorus* = 0,24% und fünf durch die hohe Form von *Phas. vulgaris* = 0,60%, im ganzen also sieben unter  $829 = 1,11\%$  spontane Befruchtungen von Buschbohne durch Stangenbohne stattgefunden.

Über die spontane Befruchtung von Buschbohnen durch andere Buschbohnen wird sich i. allg. nur in reinen Linien etwas aussagen lassen (B-Familien): welche von den Spaltprodukten der 28 Buschbohnenfamilien auf Kreuzung 1917, also auf wirkliche Aufspaltung zurückzuführen sind, welche dagegen auf nochmalige Fremdbestäubung der  $F_1$ -Spontanbastarde durch einen dritten Pollen 1918, läßt sich nur in Ausnahmefällen entscheiden. So ist sicherlich in S. 19, 649 unter 28 nur in der Form aufspaltenden weißsamigen Individuen ein schwarzsamiges Individuum als neuer Bastard anzusehen: in der Tat spaltete er 1920 (S. 20, 262) wie eine  $F_2$  auf. Rechnet man alle Einzelabweicher zusammen, so sind, infolge von Fremdbestäubung 1918, 9 unter 829 = 1,08% Bastarde kenntlich geworden.

III. Donaueschinger Bohnen. Von den 25 Typen, die 1918 ausgelegt waren, waren alle bis auf eine konstant, aber stark modifizierbar, so daß eine ganze Reihe phänotypisch verschiedener Bohnen sich genetisch einheitlich zeigten und nur 14 Typen als genetisch verschieden aufrecht erhalten wurden, davon vier Buschbohnen, sechs Stangenbohnen *vulgaris* und vier *multiflorus*. Eine Stangenbohne war mit der Sortimentsnummer *Ph.* 7 = Avantgarde identisch, vier Buschbohnen mit *Ph.* 15 Hinrichs Riesen, bunt. Die starke Modifizierbarkeit der Donaueschinger Bohnen betrifft die Sprenkelung, die für Hinrichs Riesen charakteristisch ist, und besteht in dem  $\pm$  Überwiegen von Grundfarbe bzw. Zeichnung, die bis zu einer Inversion derselben kam. Untersuchungen über die Konstanz oder besser Inkonstanz derselben, für die schon Angaben von Kajanus vorliegen, der die Eigenschaft als „obscuratum“-Charakter bezeichnet, sind im Gange. Außerdem variiert noch eine von mir als Ringzeichnung benannte linienartige Zeichnung, die in den verschiedensten Farben vorkommt. Das Donaueschinger Material kam also zu 88,9% rein, aber stark modifiziert aus der 1917er Ernte in Baden (der eine Spalter gehört zu *multiflorus*, wo, wie wir sehen werden, Fremdbestäubung die Regel ist): es erlitt aber in Potsdam 1918 zweimal unter 72 = 2,78% Fremdbestäubungen (S. 19, 661 und 664; die Nr. 661 war eine Stangenbohne). Der eine Bastard unter 10 gleichfarbigen weinroten Geschwistern verriet sich nur durch anders geformten Samen und spaltete 1920 (S. 20, 209a) in 8 Stangenbohnen: 5 Buschbohnen auf. Hier ist also Bestäubung von Stangenbohne durch Buschbohne nachgewiesen (wahrscheinlich *Ph.* 72  $\times$  *Ph.* 9). Der zweite Bastard, gleichfalls in einer Stangenbohne, ist noch nicht analysiert.

IV. Schefflenzer Bohnen. Von den Schefflenzer 72 Genotypen wurden 1919 27 Busch- und 3 Stangenbohnen gelegt. Von diesen 30 Bohnen sind 27 = 90% konstant, nur 3 = 10% sind Spalter (C-Familien), also aus Spontankreuzung 1917 (oder früher) hervorgegangen. Vier Familien gehören zum B-Typus mit 1 Abweicher unter 23 (S. 19, 678), bzw. 1 unter 17 (S. 19, 682), 2 unter 20 (S. 19, 695) und 1 unter 30 Individuen (S. 19, 698). Im ganzen kommen auf 643 Individuen 5 = 0,78% Fremdbefruchtungen im Jahre 1918 (nur die Individuen der konstanten Familien gezählt). Von diesen  $F_1$ -Bastarden sind vier 1920 in  $F_2$  analysiert und spalten typisch auf (S. 20, 263, 264, 265 und 354).

Zu diesen Gruppen kommen noch die 1916—1920 beobachteten reinen Linien, die in Tabelle 2 mit aufgenommen sind.

Tabelle 2. Fremdbefruchtung in reinen Linien.

	Sorten divi- duen	<i>vulgaris</i>						<i>multi- florus</i>	Einzelabweicher	% Fremdbestäubungen		
		Busch- bohnen		Stangen- bohnen		In- divi- duen						
		Sor- ten	Indi- viduen	Sor- ten	Indi- viduen	Sor- ten	Indi- viduen					
1916	13   327	8	213	3	60	2	48	alle rein 1 Bb. × Stgb.  6 mult. × mult. 10 vulg. × vulg. 1 vulg. × vulg.  1 Mut., 1 Xenie 14 Bast., 1 Mut.  6 Bast. als solche erkannt Sa. 15 Bb. × Bb. } 3 Bb. × Stg. } vulg. 2 Stg. × Stg. 20 Bastarde  7 Bast. + 1 Xenie Davon 6 Bb. × Bb. 1 Bb. × Stg. 1 Bb. × mult.	1916	1917	1918	1919
1917	13   89 3   12	9	65	2	12	2	12		1,30			
1918	19   533	13	353	4	120	2	60		10,0 2,11 0,21			
1919	18   432 48   986 Sa. 61   1418 733	289	244		20		25		0,99 0,82 0,095 0,138 0,093 0,93			
1920	52   644	52	644						1,09 0,93 0,155 1 Ind.			



Die reinen Linien (vergl. Tab. 2) halten sich im allgemeinen konstant. 1916 war nur wenig Material geerntet, alles war rein. 1917 wurde ein Bastard kenntlich als windende Pflanze in der Buschbohne *Ph.* 3, Hundert für eine: die Blütenfarbe war nicht notiert (war also sicher nicht rot); da der Same dem Typus glich, so liegt sicherlich eine Kreuzung mit einer hohen *vulgaris*-Sippe vor; damals als „Fehler“ angesehen, wurde der Bastard nicht verfolgt.

Da seit 1918 auch *multiflorus*-Bastarde auftreten, so betrachten wir die beiden Spezies in den reinen Linien für sich. Es entfallen dann 1918 auf zwei Sorten *multiflorus*, *Ph.* 8 weißblütig und *Ph.* 14 rotblütig mit zusammen 60 Individuen sechs Bastarde = 10%, indem unter den 30 rotblühenden *Ph.* 14er Pflanzen drei weißblühende, unter den 30 weißblühenden *Ph.* 8er Pflanzen zwei rotblühende Pflanzen gezählt wurden. Eine Verwechslung der Samen bei der Aussaat, die mit allen Vorsichtsmaßregeln ausgeführt ist, ist ausgeschlossen (ähnliche Beobachtungen anderer Autoren siehe unten). Die weißblühenden unter den rotblühenden sind wohl als herauspaltende rezessive, die rotblühenden unter den weißen als F<sub>1</sub>-Bastarde (rot dominiert) anzusehen. Ein weiterer Bastard, der sich unter den weißsamigen durch abweichende (längere, schmalere) Samenform kenntlich machte, kann auch auf Befruchtung mit *vulgaris*-Pollen hinweisen. Die Pflanzen mit den abweichenden Blütenfarben wurden damals als Fehler angesehen und leider jung entfernt. Auf *Phaseolus vulgaris* entfallen dann noch bei 473 Individuen 10 Bastarde *vulg.*  $\times$  *vulg.* = 2,11% und ein Bastard *vulg.*  $\times$  *mult.* = 0,21%.

1919 waren die 13 alten Sorten r. L. konstant. Ein Abweicher erwies sich nach seiner Deszendenz 1920 als Mutante. (In *Ph.* 1, schwarze Neger, eine Pflanze mit kleineren Samen: 6—6,5  $\times$  8—9 mm gegen 7—7,5  $\times$  14—15 mm: in 1920 201a konstant.) Von den neuen Sorten, 48 r. L. mit insgesamt 986 Individuen, wovon 886 Buschbohnen, 100 Stangenbohnen waren, wurden 15 Einzelabweicher beobachtet, von denen nach der Deszendenz 1920 14 sich als F<sub>1</sub>-Bastarde, einer (S. 19, 650  $\rightarrow$  S. 20, 223a) als Mutante erwies. Es gaben also die 13 + 48 = 61 r. L. mit 432 + 986 = 1418 Individuen 14 Bastarde; das deutet auf 0,99% Fremdbestäubungen innerhalb der reinen Linien 1918 hin.

Außerdem wurden in den spaltenden C-Familien mit insgesamt 733 Individuen wie bereits erwähnt sechs Individuen als neue, also F<sub>1</sub>-Bastarde an ihrem hohen Wuchs erkannt. Es läßt sich daher bezüglich die spaltenden Familien nur aussagen, daß ihre Mutterpflanzen 1918

mindestens sechs auf 733 Individuen = 0,82% Spontanbastardierungen erfahren haben. Ich erwähne diese, obgleich die Zahl nur einen Teilwert gibt, hier deshalb, weil ich die Stangenbohnen nicht weiter analysiert habe, aber doch ein Beispiel für diese Art der Fremdbefruchtung, die ja gemeinhin am meisten ins Auge fällt, geben wollte. Als Vergleichszahl für den wirklichen Prozentsatz von Fremdbefruchtungen können wir aber nur die aus den reinen Linien gewonnene, nämlich 0,93% verwerthen.

1920 endlich kamen auf 52 r. L. mit 644 Individuen (alles Buschbohnen) 7 Bastarde = 1,09%: davon 6 = Buschbohne  $\times$  Buschbohne und 1 = Buschbohne  $\times$  Stangenbohne: d. h. es haben 1919 1,09% Fremdbestäubungen zwischen *vulgaris*-Rassen stattgefunden. An Speziesbastarden wurde 1920 nur ein Individuum gezählt unter mehr als 3000 Pflanzen, nämlich eine rotblühende windende Pflanze in einer weiß- bis violettblühenden  $F_3$ -Familie aus einer Buschbohnenkreuzung (*Ph.* 11  $\times$  *Ph.* 4). Diese geringe Zahl ist wohl dadurch zu erklären, daß die Stangenbohnen- und damit auch die *multiflorus*-Kulturen seit 1918 stark eingeschränkt waren. Stellen wir die Beobachtungen an reinen Linien allein zusammen, so ergibt sich, rückschließend auf das Vorjahr:

Tabelle 3.

	<i>vulg.</i> $\times$ <i>vulg.</i>	<i>vulg.</i> $\times$ <i>mult.</i>	<i>mult.</i> $\times$ <i>mult.</i>
1915	keine Fremdbestäubung		
1916	1,30 %		
1917	2,11 %	0,21 %	10 %
1918	0,99 %		
1919	1,09 %	1 Individuum	

also 0,99—2,11% Rassenkreuzungen bei *vulgaris* und ein sehr geringer Prozentsatz an Spezieskreuzungen. Das Beobachtungsmaterial von *multiflorus* ist zu gering für Verallgemeinerungen.

Ich greife nun noch einmal auf die Tabelle 1 zurück. Ich habe hier für die, wenn ich mich kurz so ausdrücken darf, ersten Absaaten des neu eingesammelten Materials den Prozentsatz von konstanten und spaltenden Familien berechnet, von denen die ersten auf Selbst-, die letzten auf Fremdbestäubung im Jahre 1917 oder früher hinweisen. Es ist jedoch nicht zulässig, die Prozentzahlen in Vergleich zu setzen mit den aus den reinen Linien gewonnenen Zahlen (Tab. 3); denn das Ausgangsmaterial war ja, worauf ich besonders hinwies, nach einem be-

stimmten Prinzip, nämlich Herausholung möglichst verschiedener Typen, selektioniert: wohl aber sind die Zahlen der vier Gruppen unter sich zu vergleichen (Spalte 11 und 17). Dabei fällt ohne weiteres der starke Prozentsatz spaltender Familien des Potsdamer Handelsmaterials auf mit 69,5 % gegen 0 bzw. 11,1 und 10 % der anderen Gruppen. Dieser abnorm hohe Prozentsatz setzt sich aus zwei Komponenten zusammen. Einmal war das Aussaatmaterial 1917 schon in hohem Grade inhomogen. Es wurden also gewissermaßen  $F_2$ - und  $F_3$ -Typen herausgegriffen und es ist ohne weiteres verständlich, daß diese überwiegend Heterozygoten waren. Soweit diese Ursache mitwirkt, hat sie für unsere prinzipielle Frage hier keine Bedeutung. Dazu kommt aber ein zweites Moment, das wir bei Heranziehung der übrigen Zahlen erschließen: Eine Steigerung der Fremdbefruchtung ist 1917 in Potsdam in den reinen Linien (mit 2,11 %, Tab. 3) deutlich. Eine gleiche Steigerung zeigt das süddeutsche Material 1918 in Potsdam, in Vergleich zu seinem Verhalten 1917 in der Heimat, besonders wenn man auch hier in Betracht zieht, daß phänotypisch verschiedene Sorten ausgelesen sind. Diese Steigerung der Fremdbefruchtung in den Jahren 1917 und 1918 erklärt sich ungezwungen durch stärkeren Insektenbesuch. Es befand sich nämlich in den Jahren 1917 und 1918 ein größerer Bienenschlag am Ende des Institutsgeländes und der Insektenbesuch in diesen Jahren war ein außerordentlich reger. Wir haben also in den 69,5 % Fremdbestäubungen des Potsdamer Handelsmaterials auch mit diesem Faktor zu rechnen; den Anteil beider Faktoren zu trennen, ist nicht möglich; ihr Zusammenwirken macht aber den hohen Prozentsatz von Heterozygoten verständlich.

Dieses deutliche Ansteigen der prozentualen Fremdbefruchtung als Folge gesteigerten Insektenbesuchs wurde somit ungewollt experimentell bestätigt: daß ein solcher Kausalzusammenhang gedanklich nahe liegt, soll im folgenden aus der Literatur gezeigt werden. Es legt das aber die Vermutung nahe, daß Johannsen bei seinen Versuchen unter für diese besonders günstigen Verhältnissen gearbeitet hat. Denn es ist kaum anzunehmen, daß einem so aufmerksamen Experimentator 1 bis 2 % Abweicher entgangen sein sollten. Im Gegenteil: berichtet doch Johannsen schon 1911 auf der *Conférence intern. génétique* in Paris (Veröff. 1913, S. 160—163) von 2 Abweichern in seinen reinen Linien, die sich keineswegs durch so grobe Merkmale wie hoher und niedriger Wuchs oder Farbe der Samenschale, sondern lediglich durch den Breiten-Längenindex der gleichfarbigen Samen kenntlich machten.



Der eine Fall betrifft zwei Samen in einer Hülse; die Sippe ist abweichend von den anderen verwendeten rein gelbblütig; die neue Form war von Anfang an konstant — muß also als Mutante gedeutet werden; analog ist der von mir S. 239 berichtete Fall in Ph. 1 schwarze Neger.

Der zweite Fall betrifft eine ganze Pflanze, aber auch wieder nur die Samenform. Die „Mutante“ erwies sich als heterozygot, und kehrte in der Aufspaltung i. V. 1:2:1 als Heterozygote wieder; der eine der Homozygottypen entsprach dem Typus der Sippe; der andere stellte eine neue Form dar, wie sie bisher vom Autor nicht beobachtet wurde. Es könnte sich, wenn eine Fremdbestäubung vorausgesetzt werden sollte, daher nur um von weiterher eingeschleppten Pollen handeln. Es wäre festzustellen, ob die Lage des Versuchsfeldes eine solche wahrscheinlich oder unwahrscheinlich machte; im letzteren Falle gewänne auch in diesem Beispiel Johannsens Deutung, daß es sich um eine bei der Gametogenese vorgekommene einfache Mutation handele, an Wahrscheinlichkeit.

Es ist hiernach anzunehmen, daß auch andere feine Abweichungen hybrider Natur, die sich bei fortgesetzter Analyse, wie sie Johannsen für seine Versuche betrieb, durch Aufspaltung der Nachkommenschaft hätten verraten müssen, dem Auge des Beobachters nicht entgangen wären. Wie Lenz oben ausführt, sind unsere Kulturpflanzen ganz allgemein auf dem Wege von der Fremdbestäubung, auf die sie eingerichtet sind, zur Selbstbestäubung. Es liegen deshalb, worin ich ebenfalls Lenz folge, zwei Erklärungen nahe dafür, daß Johannsen — ob nun bewußt oder nicht — ein für seine Versuche besonders geeignetes Material wählte: erstens der am Ort seiner Versuche — vielleicht — geringere Insektenbesuch und zweitens die als Rasseneigenschaft ausgebildete hochgradige Autogamie der Prinzeßbohne. In diesem Zusammenhang sei darauf hingewiesen, daß unsere Linie Ph. 2 = Johannsen Linie Nr. 52 bei uns sich stets rein gehalten hat. Beide Fragen stehen der experimentellen Prüfung offen und ich möchte in einer Abänderung der von Lenz vorgeschlagenen Methode folgende Versuchsanordnung angeben: Johannsens Prinzeßbohne auf größerem Areal, abwechselnd gepflanzt mit einer stark abweichenden Sorte, etwa Flageolet blutrot oder schwarze Neger, in den Reihen gleichfalls abwechselnd, also  $\begin{smallmatrix} a & b & a & b & a & b \\ b & a & b & a & b & a \end{smallmatrix}$ ; dieser Versuch müßte im gleich großen Maßstabe mit Material gleicher Provenienz an verschiedenen Orten gleichzeitig ausgeführt werden: Aufzeichnungen über

den Insektenbesuch sind dabei möglichst genau zu machen. Der Bastard würde sich im nächsten Jahr vor allem durch die marmorierten Samen verraten. Die Kultur mit Buschbohnen allein ist technisch einfacher und macht von der lästigen ungleichmäßigen Beschattung unabhängig. Es müßte dann natürlich die gesamte  $F_1$  im folgenden Jahre zur Aussaat kommen. Zur Frage der Sortenverschiedenheit, bezüglich des Grades der Autogamie, wären vergleichende Mischversuche der beschriebenen Art durch mehrere Jahre auch mit anderen Sorten anzustellen. Soviel ich aus der Literatur entnehmen kann, sind Versuche mit dieser Fragestellung nicht gemacht. Mayer-Gmelin (siehe unten) fand zwar bei den von ihm untersuchten vier Sorten Unterschiede (1,47 %; 3,05 %; 1,02 % und 1,86 %): es wurde aber die Konstanz dieses Prozentsatzes nicht weiter geprüft. Es ist wahrscheinlich, daß sich in den Sippen auch blütenbiologische Differenzen herausgebildet haben werden, wie etwa bei Getreide, wo ein rassenweise stärkeres oder geringeres Offenblühen beobachtet ist (Tedin).

Es dürfte in diesem Zusammenhang von Interesse sein, einmal festzustellen, wie sich die Experimentalgenetiker zu der Frage der Selbstbefruchtung der Bohnen stellen, die von Johannsen als obligat vorausgesetzt ist. Was zunächst die gangbaren Lehrbücher anbetrifft, so stellt Baur (Einführung, I. Aufl., 1911) die Bohnen zu den „immer oder doch fast ausschließlich autogamen Organismen, die sich immer (3. u. 4. Aufl., 1920: ganz oder vorwiegend) durch Selbstbefruchtung fortpflanzen“. Trotzdem stellt Baur bereits in der 1. Auflage für diese autogamen Organismen die Forderung, „in der Praxis der Pflanzenzüchtung (bei Bohnen, Weizen usw.) zur Gewinnung des Saatgutes wenigstens von Zeit zu Zeit immer wieder Individualauslese anzuwenden . . . vor allem, weil eben auch bei allen diesen Pflanzen doch gelegentlich spontane Kreuzungen mit anderen Rassen vorkommen, die das Saatgut verunreinigen“. Um wieviel mehr werden wir diesen Schutz für wissenschaftliche Versuche verlangen müssen, die zur Verifizierung oder als Grundlage wissenschaftlicher Theorien dienen sollen. Wer experimentell mit Bohnen gearbeitet hat, hat fast stets bald die Beobachtung gemacht, daß der Prozentsatz an Spontanbastardierungen doch nicht so klein ist — wie wir gesehen haben, fällt er in die Größenordnung des von de Vries angenommenen Mutationsprozentes.

Fruwirths Stellung zu der Frage ist nicht ganz verständlich. Während er (Handb. d. Pflanzenzüchtung, Bd. 3, III. Aufl., 1919) einerseits die beobachteten, immerhin hohen Prozentzahlen von Emerson

angibt, sagt er andererseits: „Nebeneinander gebaute Formen können immerhin auch mehr — oder meist minder zahlreiche Bastardierungsprodukte geben“; und „bei Nebeneinanderblühen verschiedener Formen kann auch Bastardierung eintreten: doch ist die Zahl der Individuen, welche eine solche eingegangen sind, meist eine sehr kleine.“ Die Forderung, bei erbanalytischen und reinzüchterischen Arbeiten Isolierung oder Insektenschutz vorzunehmen, wird indessen nicht erhoben.

Was die Fremdbefruchtung bei *Phaseolus multiflorus* anbetrifft, so besteht wohl keinerseits ein Zweifel, daß die Art vorwiegend auf Fremdbestäubung angewiesen ist. Darauf deutet die fast völlige Unfruchtbarkeit der frühesten Blüten und mangelnder Ansatz bei Bedeckung; den auch dann, noch gelegentlich beobachteten Ansatz führt Darwin auf Thrips zurück. Beobachtungen über Spontanbastardierungen bei *Phaseolus multiflorus* sind deshalb auch häufig. Darwin selber hat keine gesehen — da seiner Zeit nur eine (rotblühende) Varietät in England gebaut wurde, doch berichtet er<sup>1)</sup> über solche von anderen Beobachtern. Fermond<sup>2)</sup> kreuzte weiß- und rotblühende Sippen künstlich, pflanzte aber auch beide zu freier Kreuzung durcheinander und erntete in der Nachkommenschaft vice versa rotblühende buntsamige von weißen, weißblühende weißsamige von bunten Samen. Über einen ähnlichen Fall berichtete ich oben (S. 239) und hierher gehört auch die eine der Lenzschen Beobachtungen (S. 225).

Anders steht es mit *Phaseolus vulgaris*; hier hat allerdings zunächst die Neigung bestanden, Einzelabweicher als Mutanten aufzufassen. Schon Hoffmann<sup>3)</sup> wollte seine beobachteten Aufspaltungen als Sprungvariationen erklären, was sowohl Darwin als Focke mit Recht be-  
anstanden. Wiegmann<sup>4)</sup> fand seine windenden Formen neben niedrige gepflanzt, konstant. In der Nachkommenschaft der niedrigen dagegen traten windende auf, die in der nächsten Generation zu nanus zurückschlugen — also einerseits Beobachtung spontaner Fremdbestäubung, andererseits Einzelresultate, die wohl auf ungenügend großem Beobachtungsmaterial beruhen. Gärtner<sup>5)</sup> dagegen schon sagt: „Die Fähigkeit sich gegenseitig zu verbinden spricht sich entschieden in der Variabilität aus, welche Eigenschaft in Land- und Gartenbau so bekannt ist,

<sup>1)</sup> Kreuzbefruchtung S. 142.

<sup>2)</sup> Bull. Soc. Bot. France II, 1855, p. 748.

<sup>3)</sup> Bot.-Ztg., 1874, S. 273.

<sup>4)</sup> Über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich, 1828.

<sup>5)</sup> Bastarderzeugung 1849 S. 145.



daß es als eine allgemeine Regel gilt, daß, wenn man eine Rasse rein halten will, man niemals zwei Varietäten einer Art, z. B. von *Brassica*, *Phaseolus*, *Pisum* usw. nebeneinander, sondern ganz abgesondert pflanzen muß.“ Darwin sagt (S. 159): „In bezug auf diese Spezies ermittelte ich nur, daß die Blüten in hohem Maße fruchtbar sind, wenn Insekten ausgeschlossen werden. *Phaseolus vulgaris* ist also mit sich selbst vollkommen fruchtbar. Nichtsdestoweniger kreuzen sich in demselben Garten wachsende Varietäten zuweilen reichlich untereinander.“ Er selbst hat keinen Bastard in seinen *vulgaris*-Kulturen gefunden, doch berichtet er nach Untersuchungen an der Nachkommenschaft ( $F_2$ ) einer abweichenden Form (Spontanbastard), die ihm M. Coe zur Kultur überlassen hatte, und sagt: „Die Verschiedenheit im Charakter der Sämlinge der 2. Generation war wunderbar“; auch fügt er hinzu, „daß den Gärtnern die Tatsache (der Fremdbefruchtung) wohlbekannt ist“. Ebenso äußert sich Focke<sup>1)</sup>: „Pflanzt man verschiedene Varietäten, die im allgemeinen streng samenbeständig sind, durcheinander, so erhält sich häufig jede derselben rein; in anderen Jahren<sup>2)</sup> findet indes eine reichliche Kreuzung der verschiedenen Rassen statt. Die Gärtner wissen dies sehr wohl.“

Die jährweise Verschiedenheit ist nach dem oben Mitgeteilten sicherlich auf verschieden starken Insektenbesuch, der seinerseits durch Witterungsunterschiede bedingt sein mag, zurückzuführen. Wie mir Prof. Baur mitteilte, sind nach seiner Schätzung Fremdbefruchtungen in Baden, wo ja auch der Insektenbesuch reger ist, als in unserem nördlicheren Klima, weit häufiger als bei uns; vielleicht ist er bei Kopenhagen auf ein zu vernachlässigendes Minimum herabgedrückt, worauf ich bereits mit der Forderung, diese Annahme experimentell zu prüfen, hinwies.

Die umfangreichsten Faktorenanalysen bei Bohnen unter den deutschen Arbeiten stammen von Tschermack<sup>3)</sup>. Tschermack arbeitete

<sup>1)</sup> Pflanzenmischlinge, 1881, S. 112.

<sup>2)</sup> Von mir gesperrt.

<sup>3)</sup> Tschermack, E. v. 1. Über die gesetzmäßige Gestaltungsweise der Mischlinge. Zeitschr. für das Landw. Versuchswesen Österreichs, 1902. — 2. Derselbe: Weitere Bastardierungsstudien an Erbsen, Levkoyen und Bohnen. Ebenda, 1904. — 3. Derselbe: Bastardierungsversuche an Erbsen, Levkoyen und Bohnen. Zeitschr. induct. Abst. u. Vererbgl., VII, 1912. — 4. Derselbe: Beobachtungen über anscheinend vegetative Spaltungen an Bastarden usw. Ebenda, XXI, 1919. — 5. Derselbe: Die Xenienfrage bei den Bohnen. Prakt. Ratgeber f. Obst- u. Gartenbau 34, 1919 S. 196—197. — 6. Derselbe: Über Züchtung landwirtschaftlich und gärtnerisch wichtiger Hülsenfrüchte. Arb. D. L. G. f. Österreich 1920, Heft 4.

dabei anfangs mit der Voraussetzung Johannsens, daß *Phaseolus vulgaris* und wohl auch *multiflorus* obligat autogam ist, traf daher keine besonderen Vorsichtsmaßregeln gegen Insektenbesuch bei seinen Versuchen. Bald aber beobachtete er die häufige Fremdbefruchtung zunächst bei *Phaseolus multiflorus*. Noch 1904 sieht er von einem Schutz gegen Insektenbesuch bei seinen Experimenten (Kreuzungen von *multiflorus* und *vulgaris*) ab, weil sich bei dem Nebeneinanderblühen der Nachkommen zuerst keine erhebliche Störung durch Bastardierung beobachten ließ. „Nach alledem ist zwar die Möglichkeit nicht auszuschließen, daß Fremdbestäubung an den Bohnenbastarden in ganz vereinzeltten Fällen stattgefunden hat, eine irgendwie erhebliche Beeinträchtigung der Beobachtungen durch jenen Faktor ist jedoch entschieden zu verneinen“ (S. 85). Es sind meines Erachtens jedoch die (S. 46) angeführten 5 Ausnahmen unter 97 gleichfarbigen Individuen, sowie Abweicher von der üblichen Aufspaltung bezüglich der Zeichnung in einer farbigen Nachkommenschaft mit größter Wahrscheinlichkeit als Bastarde anzusehen. Ebenso sprechen die Ergebnisse der Arbeit des Jahres 1912 deutlich für weitgehende Spontanbastardierung. Tschermack selbst führt zwei Ausnahmen, die er nicht anders erklären kann (S. 222 und 223) auf eine solche zurück; dann aber nennt er die Spaltungsergebnisse „recht auffallend“ und fügt hinzu: „Die gesamten Bastardierungsfälle an Rassen von *Phaseolus vulgaris* bieten kein Analogon dazu“ und: „Es muß zugegeben werden, daß die Wahrscheinlichkeit einer Verunreinigung durch nachträgliche ungewollte Fremdbestäubung eine sehr große ist und ihre Bedeutung doch wohl nicht so gering zu veranschlagen ist, als ich es 1904 zu tun geneigt war. Zur Ermöglichung einer reinlichen Faktorenanalyse, wie sie für die Rassenbastardierungen von *Phaseolus vulgaris* durchgeführt werden konnte<sup>1)</sup>, bedarf es auf jeden Fall neuer Versuche mit größeren Schutzmaßnahmen.“

Tschermack hat dann späterhin die Kreuzungen mit den genannten Vorsichtsmaßregeln ausgeführt und konstante Formen bis  $F_7$  und  $F_8$  erzielt (1919, S. 220). Im weiteren Verlauf konnten bei diesen „mehr praktischen Versuchen infolge von Mangel an Platz und Hilfskräften Fremdbestäubungen nicht ganz sicher ausgeschlossen werden.“ Sehr auffallenderweise sind dann die *multiflorus*-ähnlichen Formen, insbesondere die rotblühenden — auch die niederen — nicht zur Konstanz zu bringen; es scheint, wie Tschermack bemerkt, „eine Kor-

<sup>1)</sup> Von mir gesperrt.

relation zwischen roter Blüte und Einrichtung derselben für Fremdbestäubung zu bestehen; dagegen blieben abgespaltene Rassen mit ausgesprochenen *vulgaris*-Merkmalen nebeneinandergebaut einige Jahre konstant. Sobald sie aber neben anderen Bohnen feldmäßig gebaut wurden, war sofort der Einfluß der Fremdbestäubung zu konstatieren.“ — Soweit Tschermacks Methodik bei Kreuzungen, an denen *Phaseolus multiflorus* beteiligt ist. — Nach unseren heutigen Kenntnissen müssen wir aber einen Schutz gegen Insekten auch bei Rassenkreuzungen von *Phaseolus vulgaris* fordern, wo eine „reinliche Faktorenanalyse durchgeführt werden soll“. Höchst wahrscheinlich ist in Tschermacks Aufspaltungen selbst (1912, S. 200) das auffallende Auftreten von vier schwarzsamigen Pflanzen in der Kreuzung (Nr. 9) Schirmers Kasseler × bunte Isenburger auf Spontanbastardierung zurückzuführen — was ja im Einzelfalle mit ziemlicher Sicherheit durch weitere Aufspaltung zu prüfen ist.

Daß Tschermack bei der experimentellen Arbeit mit *Phaseolus vulgaris* auch heute keine künstlichen Schutzmittel gegen Fremdbestäubung anwendet, weil er sie glaubt vernachlässigen zu können, geht noch aus dem Schlußsatz seiner letzten größeren Arbeit (1919, S. 232) hervor: „In diesem Falle wird sich das weitere Verhalten dieser vegetativen Aufspaltung leichter studieren lassen, da ja bei *Phaseolus vulgaris* nur in seltenen Fällen Fremdbestäubung eintritt.“ Dagegen tritt er in den hauptsächlich für den Landwirt geschriebenen Abhandlungen (5. u. 6.) bereits stark für Berücksichtigung der Fremdbestäubungen ein, indem er den Rat gibt, verschiedene Sorten zur Reinzucht möglichst voneinander zu isolieren, zum mindesten zwischen den Sorten einen Streifen eines anderen Gemüses zu bauen und, wie das Baur und Fruwirth verlangen, in der Veredelungszüchtung von Zeit zu Zeit wieder Individualauslese einzufügen. In Arbeiten der D. L. G. f. Österreich 1920, Heft 4 sagt Tschermack: „*Phaseolus vulgaris* ist als Selbstbestäuber anzusprechen, doch kommen spontane Bastardierungen jedenfalls häufiger vor als bei der Erbse.“ Dort wird auch *Phaseolus multiflorus* als typischer Fremdbestäuber bezeichnet.

Wir sehen also bei diesem Forscher, dessen praktische Arbeiten an Bohnen sich durch Jahre hindurch ziehen, in zunehmendem Maße eine Berücksichtigung der Fremdbestäubung; es ist wohl zu erwarten, daß die letzte Konsequenz — ein Arbeiten unter Ausschluß der Insektenbestäubung — auch für die mehr theoretischen Arbeiten gezogen wird, wie das die Amerikaner getan haben.



Unter den amerikanischen Forschern haben sich insbesondere Emerson und Shull<sup>1)</sup> mit Bohnen beschäftigt.

Emerson sagt (1909, S. 375): „Meine Erfahrung zeigt, daß zwischen nebeneinander wachsenden Rassen beträchtliche Kreuzung stattfindet und zweifellos auch in geringerem Maße (wodurch die Einschränkung begründet ist, ist nicht klar!) zwischen den Individuen einer Rasse.“ Diese Erfahrungen berücksichtigend, hat Emerson das Material zu seinen erbanalytischen Versuchen, um es völlig rein zu wissen, durch vier Jahre vor Insekten geschützt und auf diese Weise Selbstbestäubung gesichert. Mit diesem Ausgangsmaterial machte er seine ganzen Versuche teils unter Drahtgasekäfigen, teils unter Moskitonetzen, wo es sich um den Schutz einzelner Pflanzen handelte (Abh. 2 u. 3, 1909) und bemerkt dazu (S. 12): „Viele Insekten, einschließlich kleiner Bienenarten können durch diesen Schutzdraht eindringen, aber sie bringen augenscheinlich keine Kreuzungen hervor. Selbst im Freien gezogen, kreuzen sich Bohnen nicht so leicht, wie man nach der Anzahl großer Bienen, die man die Blüten besuchen sieht, annehmen sollte. Immerhin kommen genug Kreuzungen vor, um die Resultate unzuverlässig zu machen, wenn die Pflanzen, von denen das Saatmaterial stammt, im Freien gewachsen waren. Ich habe von 1 bis zu 10% unzweifelhafter Fälle von Kreuzung in den Absaaten (progenies) oder in den reinen Linien des Versuchsgartens gefunden.“ Emerson hat daraufhin systematische Versuche zur Feststellung des Prozentsatzes der Fremdbefruchtungen ausgeführt<sup>2)</sup>. Er fand bei über 100 nebeneinander gebauten Formen etwa 4% der Pflanzen beeinflusst. Dieser hohe Prozentsatz würde sich erklären, entweder durch starken Insektenbesuch oder durch die Art der Anordnung, falls ein häufigerer Wechsel der Rassen etwa in der von mir S. 242 vorgeschlagenen Weise vorgenommen war. Es ginge dann aus dieser Zahl hervor, was mehrfach schon hervorgehoben wurde, daß innerhalb der einheitlichen Beete wahrscheinlich oft

<sup>1)</sup> Emerson, R. A., 1. 1904, Heredity in bean hybrids. Ann. Rep. Nebraska Agr. exp. Station 17, p. 33–68. — 2. Derselbe: 1909, Inheritance of color in the seeds of the common bean, *Phaseolus vulgaris*. Ebenda, Nr. 22, p. 67–101. — 3. Derselbe: 1909, Factors for mottling in beans. Am. Breeders-Association V, p. 368–376. — 4. Derselbe: 1916, A genetic study of plant height in *Phaseolus vulgaris*. Bull. Nebraska Agr. exp. Station Nr. 7, 73 S. — 5. Derselbe: 15. Ann. Rep. Exp. Stat. Lincoln Nebraska, zitiert nach Fruwirth.

Shull, G. H., 1908, A new Mendelian ratio and several types of latency. Am. Nat. 42.

<sup>2)</sup> Zitiert nach Fruwirth; die Originalarbeit war mir nicht zugänglich.

Insektenbestäubung erfolgt, die nur ihres unmerklichen Resultates wegen unserer Beobachtung entgeht.

In der Arbeit von Shull sind Angaben über die Technik der Versuche nicht gemacht.

Beobachtungen über Spontanbastardierungen in Landskrona (Schweden) veröffentlicht Kajanus 1914<sup>1)</sup>. Er berichtet über Kulturen von Buschbohnen, die nicht isoliert wurden: „Bastardierung konnte daher wiederholt eintreten.“ Über den Prozentsatz dieser Spontanbastardierungen ist nichts gesagt. 15  $F_1$ -Bastarde und ihre Aufspaltung in  $F_2$  werden beschrieben.

Sirks<sup>2)</sup> untersucht neuerdings die Nachkommenschaft eines 1917 als  $F_1$  spontan aufgetretenen Bohnenbastards und gibt eine Faktorenanalyse auf Grund der  $F_2$  und  $F_3$ .

Eingehend hat sich endlich Mayer-Gmelin-Wageningen (Holland) mit der Frage befaßt und größere Versuchsreihen zur Feststellung des Grades der Fremdbefruchtung angestellt<sup>3)</sup>. Bei verschiedenen Sorten wurden 1,02 bis 3,65 — 0,03 bis 2,2 — 0,3 bis 0,7% Bastardierungsfolgen festgestellt. Mayer-Gmelin weist insbesondere auf die theoretische Bedeutung und Tragweite dieser Erfahrungen hin und auf die Zähigkeit, mit der an der alten Vorstellung von der obligaten Autogamie der Bohnen festgehalten wird. Während die Rassekreuzungen, insbesondere bei verschiedenfarbigen Bohnen sich leicht bemerkbar machen, ist dies bei Individualekreuzungen innerhalb der reinen Linien oder dessen, was dafür gilt, nicht der Fall. Mit solchem Material aber habe gerade Johannsen gearbeitet. — Mayer-Gmelin hat in seinen Versuchen besonders festgestellt, daß der Prozentsatz von Fremdbestäubungen durch die Nachbarrassen größer ist bei den Randpflanzen, als bei den Pflanzen in der Mitte des Beetes. Es ist das erklärlich, wenn man das Gebahren der Bienen und Hummeln beachtet. Sie fliegen i. allg. von Pflanze zu Pflanze, so daß die äußerst stehenden Individuen der neuen Sorte am ehesten mit dem anhaftenden Pollen der vorher besuchten Sorte bestäubt werden. Umgekehrt ist die Wahrscheinlichkeit interrassiger Fremdbefruchtung in der Mitte des Beetes

<sup>1)</sup> Kajanus, B., Zur Genetik der Samen von *Phaseolus vulgaris*. Ztschr. f. Pflz. II, S. 377—388.

<sup>2)</sup> Sirks, M. J., De analyse van een spontane boonenhybride. Genetica II, 1920, S. 97—114.

<sup>3)</sup> Mayer-Gmelin, H., 1916, Croisements spontanés chez le haricot commun. Arch. néerl. bot. III. ser. B, vol. III, p. 43—56. — Derselbe: 1917, in Cultura zitiert nach Fruwirth.

und bei größeren Kulturen ausgeprägter. Daher wird in der Praxis der Züchtung, wo es sich ja meist um größere einheitliche Bestände handelt, der Prozentsatz der Fremdbefruchtungen scheinbar heruntergedrückt. In Wahrheit fehlt uns nur das Kennzeichen dafür. Daß diese Tatsache für die Johannsenschen Versuche, bei denen es sich um so kleine Differenzen handelt, wie es die Maßdifferenzen der sonst gleichartigen Samen in den verschiedenen Linien einer Sorte sind, von eminenter Bedeutung ist, liegt auf der Hand. Indessen weist auch Mayer-Gmelin auf die Verschiedenheiten der Resultate in verschiedenen Jahren, und zwar wie auch er sagt, in Abhängigkeit von dem nach Jahren bekanntlich verschieden starken Bienenbesuch hin; auch die verschieden starke Neigung der Sorten zu Fremdbestäubung will er berücksichtigt wissen; diese Verschiedenheit kann z. B. durch verschiedene Blütezeit bedingt sein, die mehr-minder in die Hauptflugzeit der befruchtenden Insekten fallen kann. Der volle Erfolg der Selbstbestäubung bei Ausschluß von Fremdbestäubung bei *Ph. vulgaris* erklärt andererseits den trotz häufigen Insektenbesuchs relativ niedrigen Prozentsatz von Spontanbastardierungen. Es ist also auch innerhalb eines Beetes, innerhalb der reinen Linie kaum ein viel stärkerer Prozentsatz von Fremdbestäubungen anzunehmen, als ihn die einer anderen Sorte benachbarten Randpflanzen zeigen (vgl. Mayer-Gmelin unten). Der Pollen wird bereits in der Knospe, nach Fruwirth vor dem Aufbiegen der Fahne, entlassen. Während aber die Narbe bewegter Blüten von *Phas. multiflorus*, wie schon Müller fand, ohne eigenen Pollen ist, wird sie bei *Phas. vulgaris* bei der Bewegung bereits mit eigenem Pollen bedeckt. „Zwei Tage vor dem Aufblühen der Blüte“, schreibt Fruwirth (a. a. O. S. 177), „fand ich sie auch bei *Phas. vulgaris* ohne Pollen und meist auch an dem dem Aufblühtag vorhergehenden Tag“. Es ist also anzunehmen, daß in vielen Fällen der Insektenbesuch ohne Wirkung vorübergeht, da eine Selbstbestäubung bereits erfolgt war. Oder aber die Bewegung der Blüte durch das besuchende Insekt bewirkt das Belegen der Narbe mit dem eigenen Pollen, während gleichzeitig das Insekt fremden Pollen mit hinzufügt. Ob bei der Konkurrenz zwischen selbsteigenem und fremdem Pollen dieser oder jener den Sieg davon trägt, läßt sich nicht a priori sagen, ist aber der experimentellen Prüfung zugänglich. Ich habe den Versuch bisher nicht gemacht.

Auf Grund dieser Erwägungen möchte ich trotz einzelner höherer Zahlen den Prozentsatz von Fremdbefruchtung bei *Ph. vulgaris*, der nach meinen Versuchen 1—2% im Minimum beträgt, nicht höher



ansetzen, als ihn etwa Emerson gefunden hat, nämlich 4% im Maximum.

Damit führen meine eigenen und die hier wiedergegebenen früheren Versuche und theoretischen Erörterungen zu den eben präzisierten Fragestellungen und ich möchte als Ergebnis dieser kleinen historischen Übersicht zusammenfassend noch einmal sagen:

1. Das alte Vorurteil, *Phaseolus vulgaris* sei obligater Selbstbefruchter, ist seit langem erschüttert und nach den experimentellen Arbeiten der letzten Jahre eine Fremdbefruchtung von etwa 1—2% bereits mit Sicherheit nachweisbar, so daß diese Zahl das Minimum von Fremdbefruchtungen darstellt. Trotzdem ist die Folgerung, bei Versuchen, die absolut genetisch reines Material erfordern, mit Schutz gegen Insektenbestäubung zu arbeiten, nur in wenigen Fällen gezogen.
2. Was das Material der Johannsenschen Versuche betrifft, so wären zwei Fragen experimentell zu beantworten:
  - a) Ob in Kopenhagen auf dem Versuchsfelde Johannsens der Insektenbesuch besonders gering ist — verallgemeinert, ob sich an verschiedenen Orten ein Einfluß des regeren oder geringeren Insektenbesuches nachweisen läßt.
  - b) Ob die Prinzeßbohne mit der Johannsen gearbeitet, besonders stark auf Selbstbestäubung eingerichtet ist — allgemein, ob sich Sortenunterschiede bezüglich des Grades der Selbst- bzw. Fremdbefruchtung nachweisen lassen.

Potsdam, Institut für Vererbungsforschung, im November 1920.

## Zur weiteren Fragestellung über die Befruchtungsart der Bohnen.

Von Privatdozent Dr. F. Lenz.

Nach den vorstehenden Mitteilungen von Fräulein Dr. E. Schiemann über die Befunde Emersons und Mayer-Gmelins können meine Beobachtungen über Fremdbefruchtung bei Bohnen allerdings keinen Anspruch darauf machen, neues Tatsachenmaterial darzustellen. Die Konsequenzen aus den Tatsachen scheinen mir von den genannten Forschern aber noch nicht vollständig gezogen worden zu sein. Es kommt nun weiterhin darauf an, den wirklichen Prozentsatz der Fremdbestäubungen bei *Ph. vulgaris* fest-

zustellen, wie er sich unter den gewöhnlichen Verhältnissen der Gartenkultur einzustellen pflegt. Ich teile völlig die Auffassung Schiemanns, „daß innerhalb der einheitlichen Beete wahrscheinlich oft Insektenbestäubung erfolgt, die nur ihres unmerklichen Resultates wegen unserer Beobachtung entgeht“. Ich bin jetzt, nachdem ich von dem umfangreicheren Material Schiemanns Kenntnis habe und die Frage noch einmal gründlich überlegt habe, sogar geneigt, nicht nur über ihre Schätzung, sondern auch über meine eigene frühere hinauszugehen. Ja, ich habe jetzt sogar Zweifel, ob bei *Ph. vulgaris* Selbstbefruchtung überhaupt die Regel sei.

Als Selbstbefruchtung dürfen wir doch nur jene bezeichnen, wo eine Blüte wirklich durch ihren eigenen Pollen befruchtet wird, die Befruchtung einer Blüte durch Pollen von einer andern Blüte derselben Pflanze dagegen schon nicht mehr, erst recht natürlich nicht die Befruchtung von andern Pflanzen der gleichen Rasse her. Auch bei Gleichartigkeit der Nachkommenschaft einer Pflanze dürfen wir daher nicht ohne weiteres auf Selbstbefruchtung schließen, ja noch nicht einmal auf Vorwiegen der Selbstbefruchtung. In den tatsächlichen Beobachtungen, die ja nicht bei systematisch auf Feststellung der Fremdbefruchtung gerichteten Versuchen gemacht worden sind, herrscht eine große Übereinstimmung bei Schiemann und mir. Während ich in  $1,3 + 1,1\%$  Fremdbefruchtung von Buschbohnen durch Stangenbohnen gefunden habe, hat Schiemann bei dem Potsdamer Material (Gruppe II) unter 829 Befruchtungen 9 Fremdbefruchtungen, die ohne weiteres als solche auffielen, gefunden, also in  $1,1 \pm 1,0\%$ . Bei ihren „reinen Linien“ fanden im Jahre 1918 6 Fremdbefruchtungen durch Stangenbohnen unter 733 Fällen statt, d. h. in  $0,82 \pm 1,0\%$ . Nun halte ich es allerdings für unwahrscheinlich, daß solche Prozentsätze einer Gesamthäufigkeit der Fremdbefruchtungen von nur 1–2% im Minimum entsprechen sollten. In meinem Falle waren die Stangenbohnen nicht unmittelbar den Buschbohnen benachbart, sondern durch zwei andere Beete davon getrennt; auch dürfte die Blütezeit nicht gerade optimal zusammengefallen sein. Ich möchte daher glauben, daß die Gesamthäufigkeit der Fremdbestäubungen auch größer als 4% war, denn es ist kaum anzunehmen, daß die Bestäubung durch andere Blüten derselben Pflanzen und durch andere Pflanzen desselben Beetes nur zwei- bis viermal so häufig als die durch Pflanzen des nicht ganz nahen Stangenbohnenbeetes erfolgt sein sollte. Wenn das Stangenbohnenbeet unmittelbar benachbart gewesen und die Blütezeiten optimal zusammengefallen wären, wäre ja sicher auch der Prozentsatz der auffälligen Fremdbefruchtungen viel höher gewesen. Und was die Gesamthäufigkeit der Fremdbefruchtungen betrifft, so ist nach den bisherigen Beobachtungen nicht einmal eine Verteilung wie etwa die folgende sicher auszuschließen: Befruchtung von Nachbarbeeten 5%, von andern Pflanzen desselben Beetes 30–40%, von andern Blüten derselben Pflanze ebenfalls 30–40%. Dann würde für eigentliche Selbstbefruchtung nur eine Häufigkeit von 20–30% bleiben. Ich halte zwar eine solche Ver-

teilung nicht für wahrscheinlich, aber als unmöglich kann sie nach den bisherigen Beobachtungen nicht gelten.

Nicht wahrscheinlich ist es freilich, daß sich Johannsens Prinzeßbohnen so oder auch nur annähernd so verhalten haben sollten. Das würde Johannsen doch sicher nicht übersehen haben. Das Verhalten der Prinzeßbohnen muß daher ganz besonders geprüft werden. Es ist ja möglich, daß diese tatsächlich obligate Selbstbefruchter seien.

Für die Durchführung dieser Prüfung ist die von Fräulein Dr. Schiemann angegebene Versuchsanordnung der meinigen wohl überlegen.

Immerhin möchte ich auch den Versuch mit Stangenbohnen machen, da durch diese möglicherweise ganz besonders leicht die Bestäubung von Buschbohnen erfolgt. Bei der von Schiemann vorgeschlagenen Kultur in gemischten Beeten wäre es wohl zweckmäßig, je zwei Bohnen der einen und zwei der anderen Sorte zu einem Busche zusammenzupflanzen, da dann die Wahrscheinlichkeit der Fremdbestäubung noch erhöht sein dürfte. Allerdings ist auch bei dieser Anordnung zu erwarten, daß die nachweisbare Fremdbestäubung noch nicht die Hälfte der gesamten ausmacht, da die durch die Blüten der eigenen Rasse und speziell die durch die Blüten derselben Pflanzen erfolgende auch dann wohl noch häufiger sein dürfte. Auch müßten wohl zwei Bohnenrassen von gleicher Blütenfarbe zur Verwendung kommen, da aus den Befunden von von Frisch und Knoll hervorgeht, daß die Insekten längere Zeit hindurch dieselbe Farbe zu bevorzugen pflegen.

Der höchste Prozentsatz nachweisbarer Fremdbefruchtung wäre wohl bei einer Versuchsanordnung zu erwarten, die Herr Prof. Baur mir brieflich vorgeschlagen hat, nämlich einzelne Prinzeßbohnen inmitten eines größeren Bestandes einer anderen Bohnenrasse zu pflanzen und zu früh oder zu spät erblühende Blüten der Minderheit zu entfernen, weil diese keine Gelegenheit zur Fremdbefruchtung haben würden. Der Versuch müßte zugleich auch in reziproker Weise angestellt werden, nämlich einzelne Bohnen einer anderen Rasse in einen Bestand von Prinzeßbohnen zu pflanzen; denn es wäre ja möglich, daß Prinzeßbohnenblüten zwar durch fremden Pollen befruchtet werden könnten, nicht aber andere Blüten durch Prinzeßbohnenpollen. Ein einseitiger Versuch könnte also scheinbar zu ungunsten von Johannsens Voraussetzung sprechen, während diese in Wirklichkeit doch zu Recht bestände.

Ich denke, daß im Herbst 1923 über die Versuche abschließend wird berichtet werden können.

---



## Referate.

**Hagem, Oscar. Arvelighets-Forskning. En Oversigt over nyere resultater.** Kristiania, Aschehoug & Cie. 1919. kl. 8, 317 S., 64 z. T. farb. Abbild.

Der auffällig regen und erfolgreichen Tätigkeit gerade skandinavischer Forscher auf dem Gebiete der Vererbungslehre entspricht es, daß sowohl in dänisch-norwegischer wie in schwedischer Sprache ausgezeichnete Lehrbücher dieser Disziplin vorhanden sind. Mit an erster Stelle darunter steht das vorliegende Buch von Hagem. Während die erste Auflage nur einen ganz kurz gefaßten Leitfaden dargestellt hat, ist die jetzt vorliegende zweite Auflage ein sehr klar geschriebenes und vorzüglich ausgestattetes Lehrbuch geworden. Das Buch ist nicht bloß leicht faßlich und anregend geschrieben, sondern auch vor allem scharf kritisch durchgearbeitet, so daß ihm nur eine möglichst weite Verbreitung innerhalb seines Sprachgebietes gewünscht werden kann. Auch der Fachmann wird mit Interesse die Kapitel über Mutation, den Abschnitt über die Artbildungsfragen und den sehr gut gelungenen Abschnitt über Züchtung lesen. Zu wünschen wäre besonders, daß unter den gerade in Skandinavien auch so zahlreichen reinen Systematikern, vor allem unter den Spezialisten für einzelne Familien und Gattungen die Kapitel über Variationsursachen, Artbastarde u. ä. recht viele Leser finden mögen!

Baur.

**Hertwig, Paula: Abweichende Form der Parthenogenese bei einer Mutation von *Rhabditis pellio*.** Eine experimentell-zytologische Untersuchung. Arch. mikr. Anat. 1920. Festschrift O. Hertwig. S. 1—35.

Normaler Weise entstehen bei *Rhabd. pellio* Schneider etwa gleichviel ♀♀ wie ♂♂ (Totalzahl aus 7 Zuchten 174 ♀♀ gegen 130 ♂♂). Dagegen traten in einer Kultur („♀-Zucht“, Ref.) nur ♀♀ auf, die, nach Befruchtung mit normalen ♂♂, immer wieder nur weibliche Nachkommen lieferten. Nur selten — bei einer Züchtung durch 53 Generationen — traten ganz wenige ♂♂ stets von schwächlicher Konstitution auf.

Es handelt sich bei dieser Fortpflanzungsabänderung nach der Autorin um eine Mutation.

Die Arbeit untersucht weiter die Frage, wie in der ♀-Zucht die Geschlechtsbestimmung ausschließlich in weiblicher Richtung zustande kommt, und gibt die Erklärung wie folgt: Die ♂♂ sind bei *Rh. pellio* Schneider wie bei anderen Nematoden heterozygot; das Sperma-Heterochromosom entscheidet über das Geschlecht. Die ♀♀ sind homozygot; die unbefruchtete Eizelle ist immer weiblich determiniert. Das besondere Verhalten der ♀-Zucht kommt dadurch zustande, daß die Spermien in die Eizellen zwar eindringen. Sie geben damit den Anstoß zur Entwicklung. Das Sperma-chromatin beteiligt sich aber nicht am Entwicklungsprozeß. Die Eier bleiben, was sie vorher waren — weiblich determiniert.

Der Beweis für diese Erklärung wurde auf experimentellem und zytologischem Wege geführt.

1. Versuche mit Radiumbestrahlung. Der Spermavorrat eines normalen ♂ wurde durch die Körperwand des ♀ hindurch mit Radium bestrahlt und dann das ♂ mit einem unbehandelten ♀ der mutierten ♀-Zucht zur Begattung gebracht. Die Eier entwickelten sich normal wie ohne Bestrahlung. Dagegen entwickelten sich Eier eines normalen ♀, mit bestrahltem Sperma befruchtet, nur bis zur Morula und sterben dann ab.

Die Verhältnisse vom Radium-Seeigel-Experiment legen es nahe, daß hier in den Eiern normaler ♀♀ das radiumkranke Spermachromatin zwar in die Entwicklung eintritt, gerade aber dadurch deren normalen Verlauf infolge seiner Radiumkrankheit verhindert. In den Eiern der ♀-Zucht aber fällt beim Radiumexperiment die Entwicklungsstörung durch das radiumerkrankte Spermachromatin deshalb aus, weil das Spermachromatin — laut Annahme — überhaupt passiv bleibt, ergo keinen Krankheitsgrund in die Entwicklung bringen kann.

2. Zytologische Untersuchung. Die haploide Chromosomenzahl normaler ♀♀ ist sieben — in beiden Reifungsteilungen nachzuweisen. In die Forschungsspindel gehen väterliches und mütterliches Chromatin ein. In den Eizellen der ♀-Zucht kommt nur eine Reifungsteilung und ein Richtungskörper zustande. Die Chromosomenzahl wird nicht reduziert. Es treten in Richtungskörper wie in Eizelle 14 Chromosomen ein. Der Spermakern wurde als unveränderter Körper im Plasma bis ins Acht-Zellenstadium beobachtet.

Die zytologische Untersuchung bestätigt damit die aus dem Radiumexperiment abgeleitete Annahme, wonach der Spermakern an der Entwicklung nicht teilnimmt, und ergibt zugleich, daß das „parthenogenetisch“ sich entwickelnde Ei den normalen, diploiden Chromosomenbestand beibehält. Die Herkunft des Strahlungszentrums, das die Furchung bewirkt, bleibt dabei unsicher.

Die Ursache des Passivbleibens des Spermakerns kann nur in einer Einwirkung der Eizelle, des Plasmas oder des Eikerns auf den Spermakern liegen. „Möglich ist“, nach P. Hertwig, „daß das Plasma der mutierten Eier irgendwie chemisch verändert ist und daß dadurch das Wachstum des Samenkerns verhindert wird. Oder es kann eine Beeinflussung durch den diploiden Eikern vorliegen, der durch seinen großen Chromosomengehalt mittelbar den Spermakern beeinflusst.“ (S. 28.)

Baltzer.

Correns, C., 1920. Die geschlechtliche Tendenz der Keimzellen gemischtgeschlechtiger Pflanzen. Ztschr. f. Botanik. 12. S. 49—60. 2 Abb.

Wettstein, F. v. 1920. Künstliche haploide Parthenogenese bei *Vaucheria* und die geschlechtliche Tendenz ihrer Keimzellen. Ber. dtsh. bot. Ges. 38. S. 260—266. 2 Abb.

In Band XXII, S. 296 ff. ds. Ztschr. wurde, im Zusammenhang mit der Batesonschen Aufspaltungstheorie, über Regenerationsversuche von Collins an *Funaria* berichtet, die den Verf. zu dem Schluß führten, daß bei dieser monözischen Pflanze die Träger der Antheridien und Archegonien bereits sexuell bestimmt sind, und diese Beobachtung wurde zur Unterstützung der Batesonschen Anschauung herangezogen, daß die Geschlechtstrennung bei den Moosen nicht an die Reduktionsteilung geknüpft ist, sondern an beliebigen Stellen des Entwicklungsganges eintreten kann. Die Diözie mit der Geschlechtsbestimmung bei der Sporenbildung sei somit als Grenzfall einer Reihe anzusehen,



die vom zwitterigen Moos über die Monözisten führt, bei denen die Geschlechtstrennung am Protonema oder später, bis kurz vor Abschluß der Gametophytenentwicklung, vor sich gehen könne. Es wurde dort darauf hingewiesen, daß diese Anschauung, unter Annahme der Richtigkeit des Experimentes, ebenso wie die Batesonsche Auffassung, daß die Mendelsche Spaltung selbst an beliebigen Stellen des Soma vor sich gehen könne, schwer mit allem, was wir über die zytologische Grundlage der Vererbungserscheinungen, speziell nach der Morganschen Theorie wissen, zu vereinigen wäre. Collins selbst hat diese Frage nicht berührt. Nach den Ergebnissen der beiden hier zu besprechenden Arbeiten sind wir indessen genötigt, die Richtigkeit seines Experimentes in Zweifel zu ziehen, wozu die fehlenden Angaben über ununterbrochene Beobachtung der frischen Kultur und ihrer normalen Entwicklung, sowie über Schutzmaßnahmen gegen Verunreinigung berechtigen.

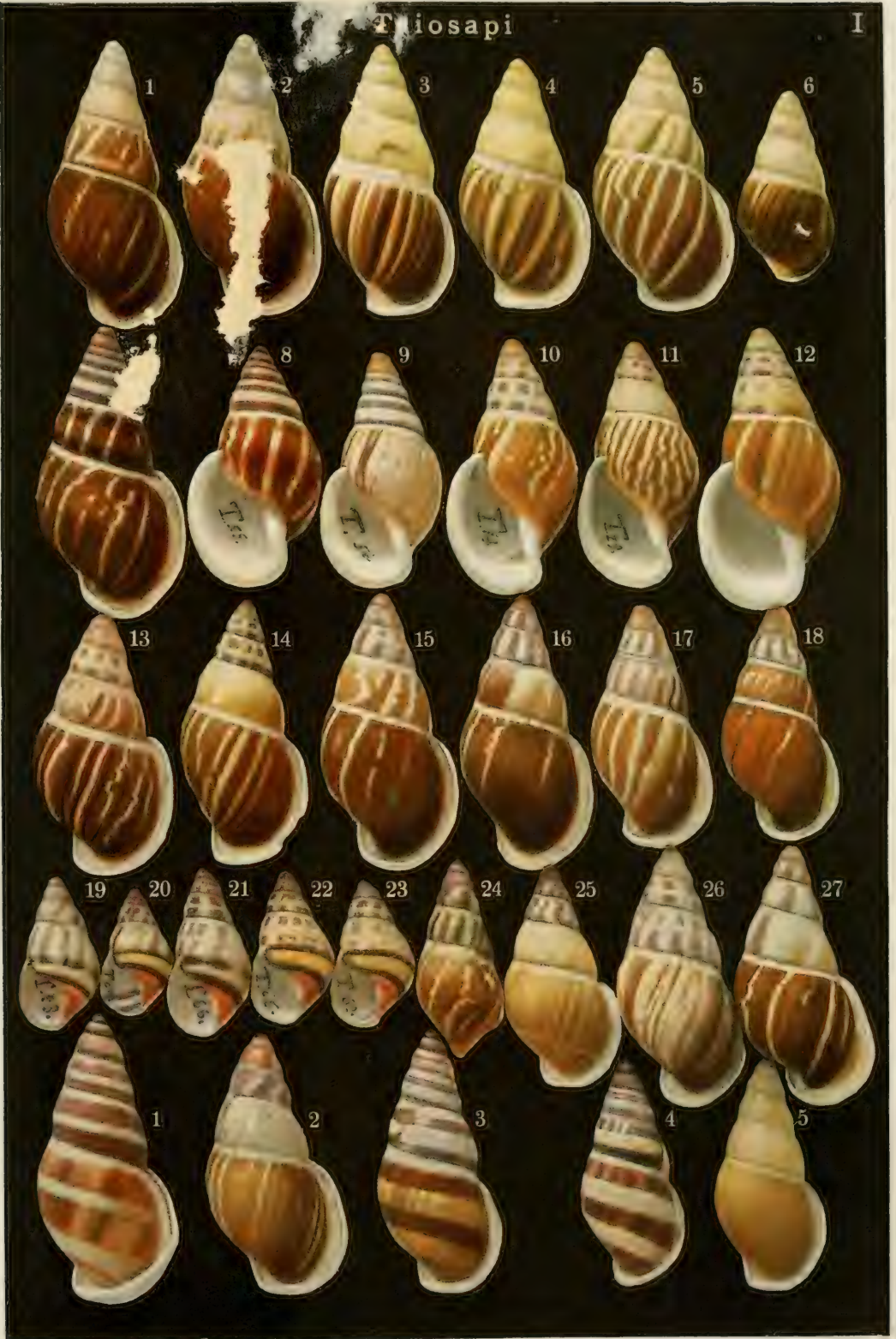
Die Versuchsanordnung der vorliegenden Arbeiten schließt jeden Zweifel an der Sicherheit des Gefundenen aus. Correns hat Hüllblätter der Antheridien und Archegonienstände, Paraphysen der Antheridienstände und noch grüne, annähernd reife Antheridien und Archegonien zur Regeneration ausgelegt. Aus den Wandzellen der Antheridien, aus den Paraphysen, aus Oberflächenzellen der Archegonien erhält er Regenerate, die zu normal monözischen Pflanzen mit Archegonien und Antheridien heranwachsen. Damit ist bewiesen, daß auch die Schwesterzellen der Spermatazoen und Eizellen der monözischen Pflanzen gemischtgeschlechtliche Tendenz besitzen.

Wettstein ist es dann bei *Vaucheria* (*hamata* und *sessilis*) gelungen, die jungen (haploiden) Antheridien und Oogonien selbst zur Regeneration zu bringen; auch diese so auf dem Wege haploider Parthenogenese entstandenen Thalli gelangten zur normalen Ausbildung ♂ und ♀ Sexualorgane — auch die haploiden Keimzellen selbst also besitzen gemischtgeschlechtliche Tendenz. Die beiden Versuche bestätigen die Correnssche Theorie der Geschlechtsbestimmung bei zwitterigen und einhäusigen Pflanzen. Nach dieser besitzen Zwitter und Monözisten in allen Teilen eine gemischtgeschlechtliche Tendenz. Bei Zwittern findet weder eine genotypische, noch eine phänotypische Geschlechtstrennung statt; bei Monözisten fällt — wie das die obigen Versuche bestätigen — die genotypische Geschlechtstrennung gleichfalls aus. Dagegen findet eine phänotypische Geschlechtstrennung im Laufe der ontogenetischen Entwicklung statt, für welche Ort und Zeit allerdings auch erblich fixiert sind, ohne daß diese Differenzierung an der gemischtgeschlechtlichen Tendenz der betreffenden Organe etwas ändert. Welche Faktoren die Auslösung dieses oder jenes Geschlechts bedingen, ist z. Z. nicht bekannt. Was für die Laubmoose und die Alge *Vaucheria* hier bewiesen, läßt sich wohl ohne weiteres auf einhäusige und zwitterige Blütenpflanzen übertragen. Was die Technik betrifft, so kultiviert Correns die Teilstücke auf gesiebter, bei 150° sterilisierter Erde in Blumentöpfen, die mit halben Petrischalen gedeckt und nur von unten mit abgekochtem Wasser begossen wurden. Zur Kontrolle und mikroskopischen Beobachtungen wurden andere Teilstücke in verdünnter Knopflösung in Uhrgläsern kultiviert.

Wettstein löste Parthenogenese nach dem Vorgange der Zoologen aus durch Anstechen der jungen Oogonien und Antheridien; um das Heraus-treten des Plasmas zu verhindern, wurde die Operation unter Plasmolyse (3%  $\text{KNO}_3$ ) ausgeführt.

E. Schiemann.









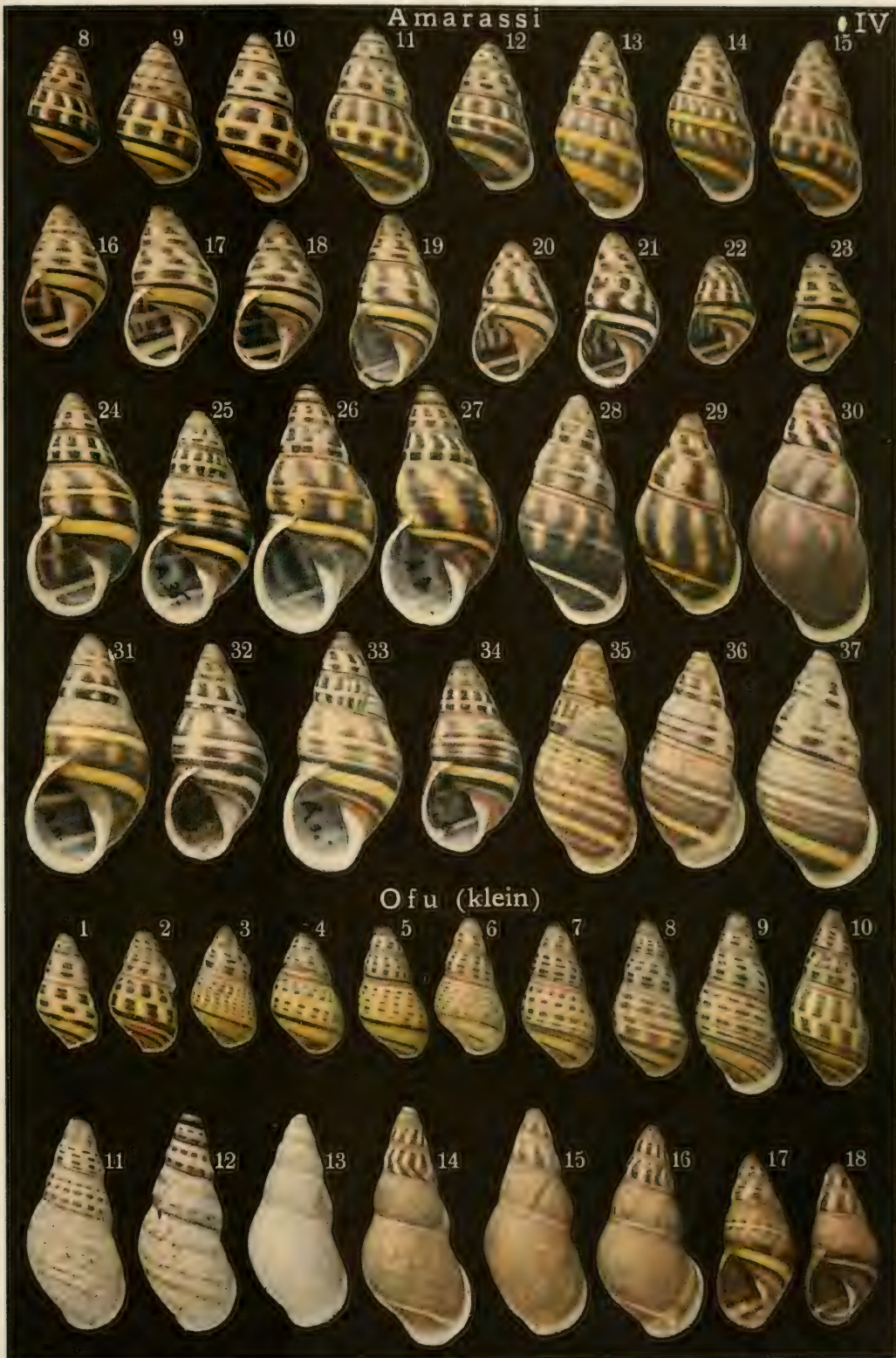
















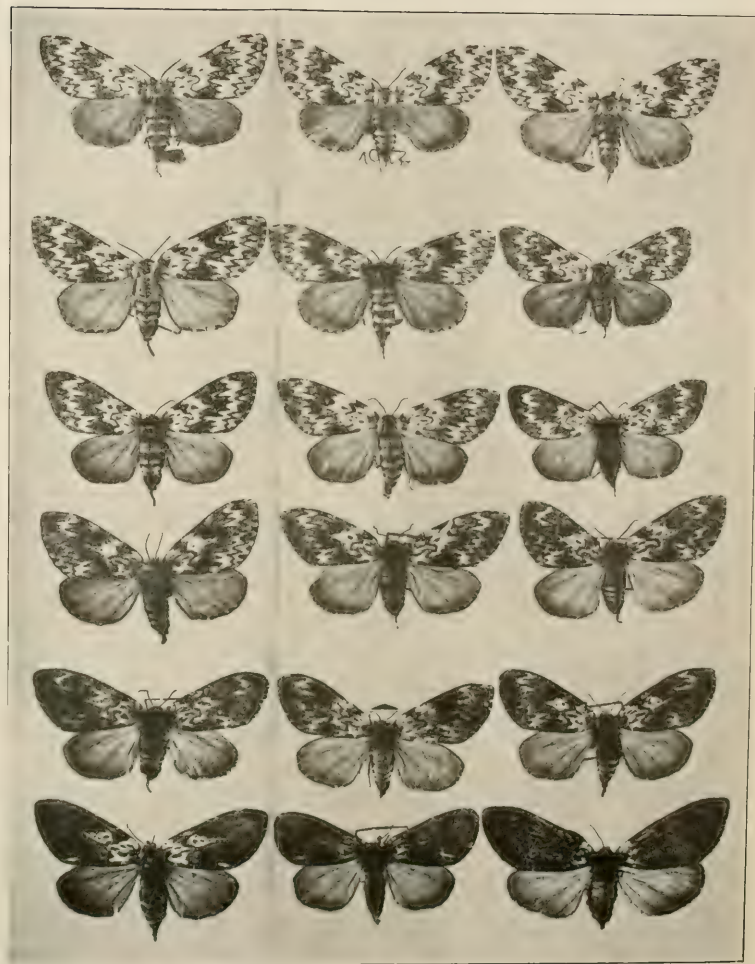








Goldschmidt:



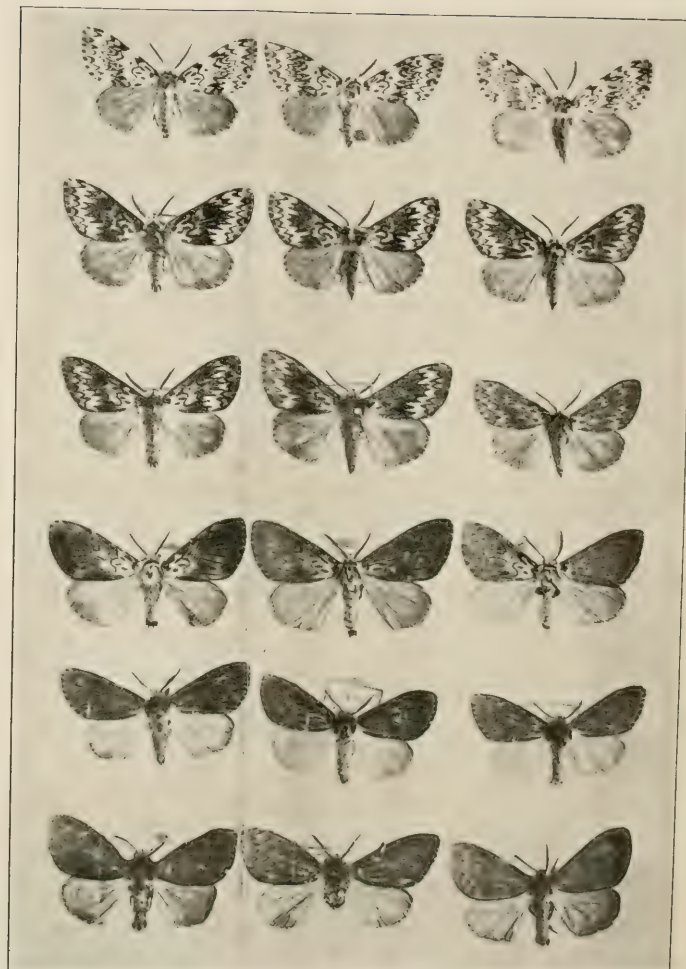
Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen III







Goldschmidt:



Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen III



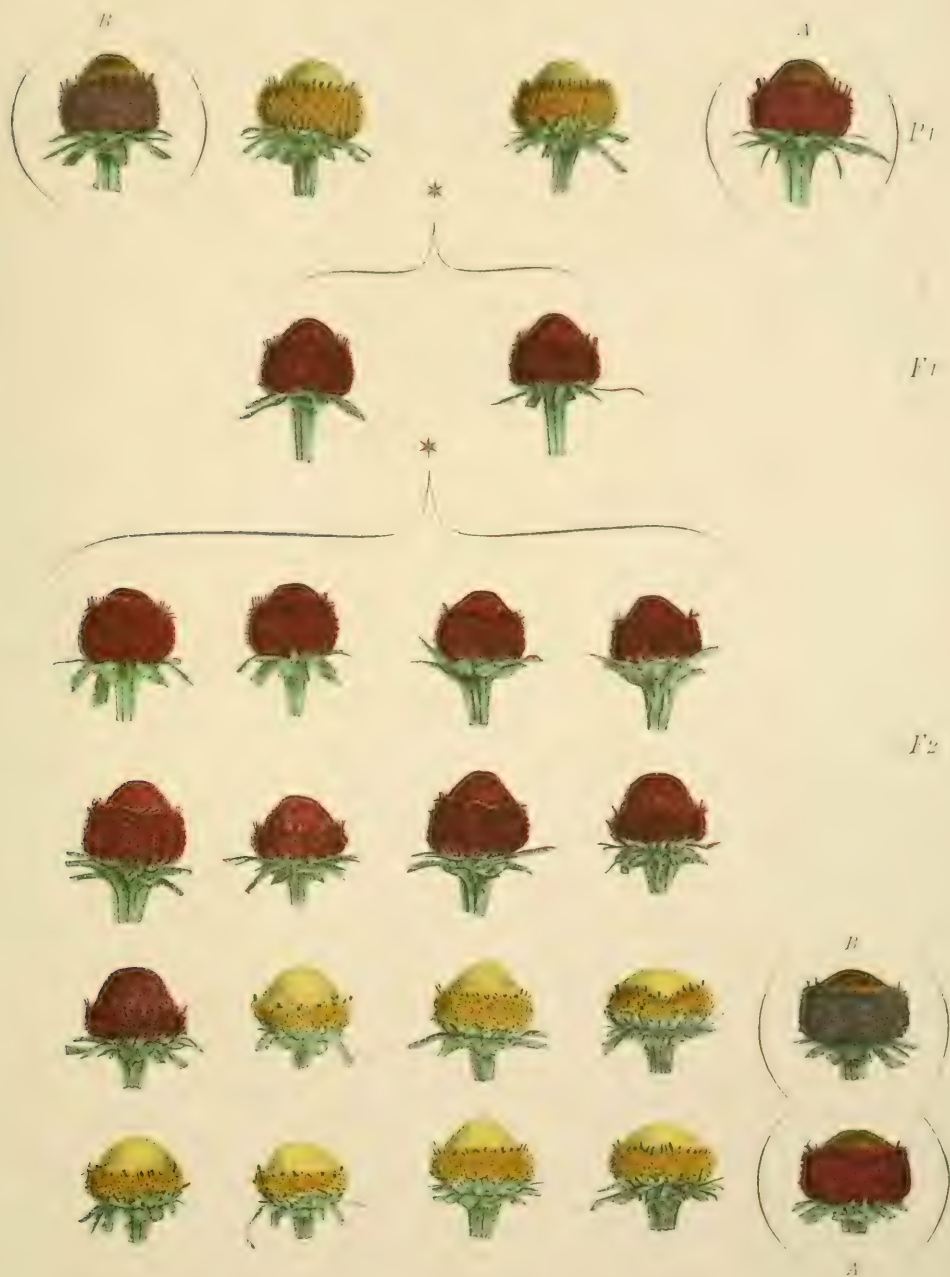


Verlag von Gebrüder Borntraeger in Leipzig

Goldschmidt: Erblchkeitsstudien an Schmetterlingen III











## Neue Literatur.

Unter Mitwirkung von

A. Bluhm-Berlin-Lichterfelde, M. Daiber-Zürich, H. Kreutz-  
Weihenstephan, H. Rasmuson-Hilleshög, M. J. Sirks-Wageningen,  
E. Stehn-Bonn

zusammengestellt von

E. Schiemann-Potsdam, G. Steinmann-Bonn.

(Im Interesse möglicher Vollständigkeit der Literaturlisten richten wir an die Autoren einschlägiger Arbeiten die Bitte, an die Redaktion Sonderdrucke oder Hinweise einzusenden, vor allem von Arbeiten, welche an schwer zugänglicher Stelle veröffentlicht sind.)

(Abgeschlossen 1. November 1920.)

### I. Lehrbücher, zusammenfassende Darstellungen, Sammelreferate über Vererbungs- und Abstammungslehre. — Arbeiten von mehr theoretischem Inhalt über Vererbung und Artbildung.

- Almquist, E., 1917. Linnés lag för organismernas Konstans. Hygienisk tidskrift. **10**. S. 97—113.
- Babcock, E. B., 1920. Crepis -- a promising genus for genetic investigations. Am. Naturalist. **54**. S. 270—276.
- Bell, W. B., 1916. The sex complex. London, E. Baillière, Tindall u. Co. XVII u. 233 S. 8°. 50 Textf.
- Benders, A. M., 1920. Onze constitutie. Genetica. **2**. S. 301—322.
- Blakeslee, A. F., 1916. Variability curve, following law of chance. Journ. Heredity. **7**. S. 280.
- Blakeslee, A. F., 1919. Sexual differentiation in the bread moulds. Proc. Soc. Exp. Biol. Medicine. **16**. S. 131.
- Blakeslee, A. F., 1920. Sexuality in Mucors. Science N. S. **51**. S. 375—382, 403—409.
- Blaringham, L., 1919. Les problèmes de l'hérédité expérimentale. Paris, Flammarion. 317 S. kl. 8°. 20 Textf.

- Boas, H. M.**, 1918. The relationship between the number of sporophylls and the number of stamens and pistills — a criticism. *Bull. Torrey Bot. Club.* **45.** S. 343—345.
- Bower, F. O., Kerr, J. G. and Agar, W. E.**, 1919. Lectures on sex and heredity delivered in Glasgow 1917—1918. Macmillan Co., London. XVI u. 119 S.
- Castle, C. C.**, 1919. Piebald rats and the theory of genes. *Proc. Nat. Acad. Sc.* **5.** S. 126—130.
- Castle, W. E.**, 1919. Piebald rats and selection, a correction. *Am. Naturalist.* **53.** S. 370—376.
- Castle, W. E.**, 1919. Does evolution occur exclusively by loss of genetic factors? *Am. Naturalist.* **53.** 556—558.
- Castle, W. E.**, 1920. The measurement of linkage. *Am. Naturalist.* **54.** S. 264—267.
- Coulter, J. M. and Coulter, M. C.**, 1918. Plant genetics. Univ. Chicago Press. 214 S.
- Crozier, W. J.**, 1920. The intensity of assortative pairing in *Chromodoris*. *Am. Naturalist.* **54.** S. 182—184.
- Davenport, C. B.**, 1915. Annual report of the director of the department of experimental evolution and of the Eugenics Record Office. *Carn. Inst. Washington. Year Book No. 14.* S. 127—149.
- Davenport, C. B.**, 1916. Annual report of the director of the department of experimental evolution and of the Eugenics Record Office. *Carn. Inst. Washington. Year Book No. 15.* S. 121—135.
- Davenport, C. B.**, 1917. Annual report of the director of the department of experimental evolution and of the Eugenics Record Office. *Carn. Inst. Washington. Year Book No. 16.* S. 111—132.
- Davenport, C. B.**, 1918. Annual report of the director of the department of experimental evolution and of the Eugenics Record Office. *Carn. Inst. Washington. Year Book No. 17.* S. 103—126.
- Davenport, C. B.**, 1919. Annual report of the director of the department of experimental evolution and of the Eugenics Record Office. *Carn. Inst. Washington. Year Book No. 18.* S. 123—152.
- Dawson, E. R.**, 1917. The causation of sex in man. 2. edit. London, Lewis and Co. XIV u. 226 S. 8°. 21 Textf.
- Dexter, J. S.**, 1918. Inheritance in Orthoptera. *Am. Naturalist.* **52.** S. 61—64.
- Dofflein, F.**, 1919. Das Problem des Todes und der Unsterblichkeit bei den Pflanzen und Tieren. Jena, Fischer. V u. 120 S. 1 Taf. 32 Textf.
- East, E. M.**, 1920. Hybridization and evolution. *Am. Naturalist.* **54.** S. 262 bis 264.
- East, E. M.**, 1920. Population. *Science Monthly.* S. 603—624.
- Edel, A.**, 1919. Konstitution und Vererbung. *Deutsche Medizinische Wochenschrift.* **45. Jahrg.** S. 1141.
- Edgeworth, F. Y.**, 1920. Entomological statistics. *Metron.* **1.** S. 75—82.
- Fischer, E.**, 1917. Die sekundären Geschlechtsmerkmale und das Haustierproblem beim Menschen. *Festschr. f. Eduard Hahn.* Stuttgart. S. 1—8.

- Fischer, H.**, 1920. Pflanzenmetamorphose und Abstammungslehre. Die Naturwissenschaften. 8. S. 268—271.
- Fischer, H.**, 1920. Orthogenesis, Mutation, Auslese. Naturw. Wochenschrift N. F. 19. S. 561—566.
- Franz, V.**, 1920. Die Vervollkommnung in der lebenden Natur. Eine Studie über ein Naturgesetz. Jena, Fischer. VII u. 138 S. gr. 8<sup>o</sup>.
- Franz, V.**, 1920. Zweckmäßigkeit und Vervollkommnung, Ausdrücke ästhetischen Einschlags für naturwissenschaftliche Tatsächlichkeiten. Naturw. Wochenschrift N. F. 19. S. 167—173.
- Fritsch, K.**, 1920. Das Individuum im Pflanzenreiche. Naturw. Wochenschrift N. F. 19. S. 609—617.
- Giese, H.**, 1919/20. Über Vererbungsgesetze und ihre Bedeutung für die Irrenheilkunde. Die Irrenpflege. 23. S. 143—153, 161—171.
- Gleisberg, W.**, 1920. Mechanische Naturerklärung und organische Zweckmäßigkeit. Naturw. Wochenschrift N. F. 19. S. 400—406.
- Gold Schmidt, R.**, 1920. Einführung in die Vererbungswissenschaft. 3. neu bearb. Aufl. Leipzig, Engelmann. 178 Textf.
- Gold Schmidt, R.**, 1920. Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung. Berlin, Borntraeger. 250 S. 113 Textf.
- Gold Schmidt, R.**, 1920. Die quantitative Grundlage von Vererbung und Artbildung. Vortr. u. Aufs. Entwickl. mech. d. Org. Berlin, Springer. Heft 24. 163 S. 28 Textf.
- Guther, S.**, 1920. Geschlecht und Zellstruktur. Die Naturwissenschaften. 8. S. 678—689.
- Haecker, V.**, 1920. Über weitere Zusammenhänge auf dem Gebiete der Mendelforschung. Pflügers Archiv für die gesamte Physiologie. 181. S. 149—168.
- Haecker, V.**, 1920. Über die Ursachen regelmäßiger und unregelmäßiger Vererbung. Flugschr. Deutsch. Ges. Züchtungskunde. Heft 50. S. 1—20.
- Haldane, J. B. S.**, 1919. The combination of linkage values and the calculation of distances between the loci of linked factors. Journ. Genetics. 8. S. 299—309.
- Herrman, C.**, 1918. Heredity and disease. Journ. Heredity. 9. S. 77—80.
- Hertwig, O.**, 1920. Allgemeine Biologie. 5. Aufl. (bearb. v. O. u. G. Hertwig). Jena, G. Fischer. 800 S.
- Hooker, H. D.**, 1919. Behavior and assimilation. Am. Naturalist. 53. S. 506—514.
- Houwink, R. Hzn.**, 1919. Erfelykheit. Populaire beschouwingen omtrent het tegenwoordig standpunt der erfelykheid, verzameld uit theorie en practyk. Assen, Floralia. 1919. 62 S. 5 Taf.
- Humbert, E. P.**, 1918. Nature as a nature-faker. Journ. Heredity. 9. S. 192. 1 Textf.
- Huntington, G. S.**, 1918. Modern problem of evolution, variation and inheritance in the anatomical part of the medical curriculum. Anat. Record. 14. S. 359—445.
- Jennings, H. S.**, 1917. Observed changes in hereditary characters in relation to evolution. Journ. Wash. Acad. Sc. 7. S. 281—301.



- Jennings, H. S.**, 1918. Disproof of a certain type of theories of crossing over between chromosomes. *Am. Naturalist*. **52**. S. 247—261.
- Jennings, H. S.**, 1919. Experimental determinism and human conduct. *Journ. Philosophy, Psychology a. Scient. Methods*. **16**. S. 180—183.
- Jones, D. F.**, 1918. The effect of inbreeding and crossbreeding upon development. *Proc. Nat. Acad. Sc.* **4**. S. 246—250. 2 Textf.
- Jones, D. F. and Fitley, W. D.**, 1920. Teas' hybrid catalpa. *Journ. Heredity*. **11**. S. 1—9.
- Josselin de Jong, R.**, 1920. Wederzydsch hulpbetoon. Antrittsvorlesung. Utrecht. A. Oosthoek. 1920. 31 S.
- Kammerer, P.**, 1920. Dunkeltiere im Licht und Lichttiere im Dunkeln. *Die Naturwissenschaften*. **8**. S. 28—35.
- Knibbs, G. H.**, 1920. The theory of large populations-aggregates. *Metron*. **1**. S. 113—125.
- Kooiman, H. N.**, 1920. Eenige opmerkingen naar aanleiding van Lotsy's artikel „De Oenotheren als Kernchimeren“. *Genetica*. **2**. S. 235—243.
- Kranichfeld, H.**, 1920. Eine Erneuerung der Darwinschen Zufallstheorie. *Die Naturwissenschaften*. **8**. S. 397—402.
- Kroon, H. M. en Plank, G. M. v. d.**, 1920. De inschrijving van paarden in de stamboeken. *Genetica*. **2**. S. 347—364. 3 Textf.
- Küster, E.**, 1920. Botanische Betrachtungen über entwicklungsmechanische Begriffe. *Die Naturwissenschaften*. **8**. S. 453—457.
- Lankester, R.**, 1917. The problem of heredity. *Nature*. S. 181.
- Lehmann, E.**, 1920. Zur Terminologie und Begriffsbildung in der Vererbungslehre. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs.* **22**. S. 236—260.
- Lehmann, E.**, 1920. Neuere Oenotherenarbeiten II. Sammelreferat. *Zeitschr. f. Botanik*. **12**. S. 61—101. 14 Textf.
- Lehmann, E.**, 1920. Oenothera fallax Renner und die Nomenklatur der Oenotherabastardierungen. *Ber. dtsh. bot. Ges.* **38**. S. 166—175.
- Lehmann, E.**, 1920. Bemerkungen zu dem Aufsatze von O. Renner: Mendelsche Spaltung und chemisches Gleichgewicht. *Biol. Centralbl.* **22**. S. 277—287 u. 288.
- Lenz, F.**, 1919. Die Bedeutung der statistisch ermittelten Belastung mit Blutsverwandschaft der Eltern. *Münchener Medizinische Wochenschrift*. **66**. Jahrg. S. 1340—1342.
- Lillie, R. S.**, 1918. Heredity from the physico-chemical point of view. *Biol. Bull.* **34**. S. 65—90.
- Lippincott, W. A.**, 1918. The factors for yellow in nuce and notch in Drosophila. *Am. Naturalist*. **52**. S. 364—365.
- Little, C. C.**, 1920. A note on the origin of piebald spotting in dogs. *Journ. Heredity*. **11**. S. 1—4.
- Lotsy, J. P.**, 1920. Een opwekking om voort te gaan met het kruisen van individuen, tot verschillende linneonten van het geslacht *Verbascum* behoorend. *Genetica*. **2**. S. 22—26.
- Lotsy, J. P.**, 1920. Heribert Nilssons onderzoekingen over soortsvorming by *Salix* met opmerkingen mynerzyds omtrent de daarin en in publicaties van anderen uitgeoefende kritiek aan myn soortdefinities. *Genetica*. **2**. S. 162—189.

- Lotsy, J. P.**, 1920. Theoretische steun voor de kruisingstheorie. *Genetica*, 2. S. 214—234.
- Macfarlane, S. M.**, 1918. The causes and course of evolution. New York, Macmillan Co. 875 S.
- Meirowsky, E. v.**, 1920. Die angeborenen Muttermaler und die Färbung der menschlichen Haut im Lichte der Abstammungslehre. *Naturw. Wochenschrift N. F.* 19. S. 433—439. 69 Textf.
- Molisch, H.**, 1920. Goethe, Darwin und die Spiraltendenz im Pflanzenreiche. *Naturw. Wochenschrift N. F.* 19. S. 625—629.
- Morgan, T. H.**, 1917. An examination of the so-called process of contamination of the genes. *Anat. Record*. S. 503—504.
- Morgan, T. H.**, 1918. Concerning the mutation theory. *Sci. Monthly*, 5. S. 385—405.
- Morgan, T. H.**, 1918. Changes in factors through selection. *Sci. Monthly*, 5. S. 549—559.
- Morgan, T. H.**, 1918. Evolution by mutation. *Sc. Monthly*, 7. S. 46—51.
- Morgan, T. H., Sturtevant, A. H. and Bridges, C. B.**, 1920. The evidence for the linear order of the genes. *Proc. Nat. Acad. Sc. Washington*, 6. S. 162—164.
- Morgan, T. H., Sturtevant, A. H., Müller, H. S. and Bridges, C. B.**, 1915. The mechanism of Mendelian heredity. New York, H. Holt u. Co.
- Muller, H. S.**, 1920. Are the factors of heredity arranged in a line? *Am. Naturalist*, 54. S. 97—121. 4 Textf.
- Orton, W. A.**, 1918. Breeding for disease resistance in plants. *Am. Journ. Bot.* 5. S. 279—283.
- Plunkett, C. R.**, 1919. Genetics and evolution in *Leptinotarsa*. *Am. Naturalist*, 53. S. 561—566.
- Punnett, R. C.**, 1917. Eliminating feeble mindedness. *Journ. Heredity*, 8. S. 464—465.
- Punnett, R. C.**, 1919. Mendelism 5<sup>th</sup> edition. Macmillan a. Co., London. 219 S. 7 Taf. 52 Textf.
- Reinke, J.**, 1920. Kritik der Abstammungslehre. Leipzig, Barth. 133 S.
- Renner, O.**, 1920. Mendelsche Spaltung und chemisches Gleichgewicht. *Biol. Centralbl.* 40. S. 268—277.
- Renner, O.**, 1920. Zur Richtigstellung (Entgegnung auf E. Lehmann: Bemerkungen zu dem Aufsatz von O. Renner: Mendelsche Spaltung und chemisches Gleichgewicht). *Biol. Centralbl.* 40. S. 287—288.
- Robbins, R. B.**, 1918. Partial self-fertilization contrasted with brother and sister mating. *Journ. Genetics*, 7. S. 199—202.
- Roberts, H. F.**, 1919. An early paper on Maize crosses. *Am. Naturalist*, 53. S. 97—108. 2 Textf.
- Roberts, H. F.**, 1919. The contribution of Carl Friedrich von Gärtner to the history of plant hybridization. *Am. Naturalist*, 53. S. 431—445.
- Roberts, H. F.**, 1919. Darwin's contribution to the knowledge of hybridization. *Am. Naturalist*, 53. S. 535—554.

- Roepke, W.**, 1920. Over selectie van meerderjarige cultuurgewassen in tropisch Nederland. Antrittsvorlesung. Wageningen, H. Veenman. 24 S.
- Romell, L. G.**, 1920. Nagot om artbildningsproblem. Skogwårdsför. Tidskr. S. 92—100.
- Runnström, J.**, 1920. Befruktningens och fosterntreeklingens problem. Stockholm. Albert Bonnier. 1. 8<sup>o</sup>. 282 S. 109 Textf.
- Schermers, D. A.**, 1919. Erfelykheid en rasverbetering. Schild en Pyl. 10. 1.
- Sirks, M. J.**, 1920. De methodiek der erfelykheidsleer. Tydschrift voor diergeneeskunde. 47. S. 207—217.
- Sirks, M. J.**, 1920. Verwantschap als biologisch vraagstuk. Genetica. 2. S. 27—50.
- Sirks, M. J.**, 1920. Praemendelistische erfelykheidstheorieën. Genetica. 2. S. 323—346.
- Stieve, R.**, 1920. Verjüngung durch experimentelle Neubelebung der alternden Pubertätsdrüse — ein Referat. Die Naturwissenschaften. 8. S. 643 bis 645.
- Strasser, H.**, 1920. Fragen der Entwicklungsmechanik. Die Vererbung erworbener Eigenschaften. Bern-Leipzig, Ernst Bircher. 1. 158 S. 8<sup>o</sup>.
- Study, E.**, 1920. Eine lamarkistische Kritik des Darwinismus. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. 24. S. 31—70.
- Sumner, F. B.**, 1919. Adaptation and the problem of „organic purposefulness“ I; II. Am. Naturalist. 53. S. 193—217; 338—369.
- Swingle, W. W.**, 1920. Neoteny and the sexual problem. Am. Naturalist. 54. S. 349—357.
- Teichmann, E.**, 1920. Befruchtung und Vererbung. 3. Aufl. Aus Natur und Geisteswelt (Heft 70). Berlin und Leipzig, Teubner. 110 S. 13 Textf.
- Ubisch, G. v.**, 1920. Anwendung der Vererbungsgesetze auf die Kulturpflanzen. Die Naturwissenschaften. 8. S. 293—300.
- Vinci, F.**, 1920. Sui coefficienti di variabilità. Metron. 1. S. 62—75.
- Weatherwax, P.**, 1920. The origin of the intolerance of inbreeding in maize. Am. Naturalist. 54. S. 183—187.
- Wettstein, R.**, 1920. Die Verwertung der Mendelschen Spaltungsgesetze für die Deutung von Artbastarden. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. 23. S. 200—206.
- Wilson, E. B. and Morgan, T. H.**, 1920. Chiasmotype and crossing-over. Am. Naturalist. 54. S. 193—219. 8 Textf.
- Winkler, H.**, 1918. Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen- und Tierreiche. Jena, G. Fischer. IV, 231 S. gr. 8<sup>o</sup>.
- Wolk, P. C. v. d.**, 1920. Eine neue Phase der experimentellen Entwicklungslehre. Die Umschau. S. 63—66.
- Wriedt, Chr.**, 1920. Arvelighedsforskningens resultater med henblik paa de større husdyr. Nordisk Jordbruksforskning. 2. S. 177—205. 18 Textf.
- Z.**, 1919. Taxonomy and evolution. Am. Naturalist. 53. S. 286—288.
- Zeleny, C.**, 1920. The tabulation of factorial values. Am. Naturalist. 54. S. 358—362. 2 Textf.



## II. Experimentelle Arbeiten und Beobachtungen über Vererbung, Bastardierung, Variabilität und Artbildung.

### a) Pflanzen.

- Åkerman, Å.**, 1920. Spelt-like bud-sports in common wheat. *Hereditas.* **1**. S. 116—127. 6 Textf.
- Allard, H. A.**, 1919. Some studies in blossom color inheritance in tobacco, with special reference to *N. sylvestris* and *N. Tabacum*. *Am. Naturalist.* **53**. S. 79—84.
- Andô, H.**, 1918. Studies inheritance in barley (Japan.). *Rep. Jap. Assoc. Breeding Sc.* **2**. S. 1—7.
- Bateson, W. and Pellew, C.**, 1920. The genetic of „rogues“ among culinary peas (*Pisum sativum*). *Proc. Roy. Soc. London B.* **91**. S. 186—195.
- Blakeslee, A. F.**, 1918. Unlike reaction of different individuals to fragrance in *Verbena* flowers. *Science N. S.* **48**. S. 298—299.
- Blakeslee, A. F.**, 1919. Mutations in the Jimson weed (*Datura stramonium*). *Journ. Heredity.* **10**. S. 111—120.
- Blakeslee, A. F.**, 1919. A unifoliolate mutation in the adzuki bean. *Journ. Heredity.* **10**. S. 153—155. 1 Textf.
- Blakeslee, A. F. and Avery, J. A. jr.**, 1918. A vegetative reversion in *Portulaca*. *Brooklyn Bot. Gard. Mem.* **1**.
- Blakeslee, A. F. and Avery, B. T.**, 1919. Mutation in the jimson weed. *Journ. Heredity.* **10**. S. 111—120.
- Blaringhem, L.**, 1919. Anomalies florales observées sur la descendance de l'hybride *Linaria vulgaris*  $\times$  *L. striata*. *C. R. Ac. Sc. Paris.* **169**. S. 1103—1105.
- Blaringhem, L.**, 1920. Production par traumatisme d'une forme nouvelle de Mais à caryopes multiples, *Zea Mays* var. *polysperma*. *C. R. Ac. Sc. Paris.* **170**. S. 677—679.
- Blaringhem, L.**, 1920. Stabilité et fertilité de l'hybride *Geum urbanum* L.  $\times$  *G. rivale* L. *C. R. Ac. Sc. Paris.* **170**. S. 1284—1286.
- Blaringhem, L.**, 1920. Hérité et nature de la pélorie de *Digitalis purpurea* L. *C. R. Ac. Sc. Paris.* **171**. S. 252—254.
- Blaringhem, L.**, 1920. Couleur et sexe des fleurs. *C. R. Soc. Biol. de France.* **83**. S. 892—893.
- Blaringhem, L.**, 1920. Variations de la sexualité chez les composées. *C. R. Soc. Biol. de France.* **83**. S. 1060—1062.
- Boas, H. M.**, 1918. The individuality of the bean pod as compared with that of the bean plant. *Mem. Torrey Bot. Club.* **17**. S. 207—209.
- Bonnier, G.**, 1919. Semis comparés à une haute altitude et dans la plaine. *C. R. Ac. Sc. Paris.* **169**. S. 1236.
- Bonnier, G.**, 1920. Sur les changements, obtenus expérimentalement, dans les formes végétales. *C. R. Ac. Sc. Paris.* **170**. S. 1356—1359.
- Bornmüller, J.**, 1920. Kritische Bemerkungen über *Quercus decipiens* Bechst. und andere Bastardformen Bechsteinscher Eichen. *Beih. Bot. Centralbl.* **27**. S. 288—298. 1 Taf.

- Bornmüller, J.**, 1920. Bemerkungen über den Formenkreis von *Stachys palustris* × *silvatica* in Thüringen. Beih. bot. Centralbl. **27**. S. 310 bis 315.
- Bregger, T.**, 1918. Linkage in Maize: The C aleurone factor and waxy endosperm. Am. Naturalist. **52**. S. 57—61.
- Brožek, A.**, 1920. Report on the Mosaic hybrid: *Minulus tigrinoides* Hort., hybr. var. *Paulina*: var. nova. Tschechisch mit engl. Resumé. Zoláštní otiskz „Lékařských rozhledů“, Přílohy „Časopisu lékařův Českých. S. 8—12.
- Burgeff, H.**, 1920. Über den Parasitismus des *Chaetocladium* und die heterocaryotische Natur der von ihm auf Mucorineen erzeugten Gallen. Zeitschr. f. Botanik. **12**. S. 1—35.
- Burger, O. F.**, 1919. Sexuality in *Cunninghamella*. Bot. Gaz. **6**. S. 71—92.
- Caron-Eldingen, v.**, 1919. Physiologische Spaltungen ohne Mendelismus. Dtsch. landw. Presse. S. 515—516. 1 Textf.
- Cockerell, T. D. A.**, 1917. Variations with young plants of sunflowers (*Helianthus annuus*). Journ. Heredity. **8**. S. 361—362. 1 Textf.
- Cockerell, T. D. A.**, 1918. The story of the red sun-flower. Am. Mus. Journ. **18**. S. 38—47. 14 Textf.
- Cockerell, T. D. A.**, 1919. The varieties of *Helianthus tuberosus*. Am. Naturalist. **53**. S. 188—192. 2 Textf.
- Collins, G. N.**, 1919. Intolerance of Maize to self-fertilization. Journ. Wash. Acad. Sc. **9**. S. 309—312.
- Correns, C.**, 1920. Die geschlechtliche Tendenz der Keimzellen gemischtgeschlechtiger Pflanzen. Zeitschr. f. Botanik. **12**. S. 49—60. 2 Textf.
- Correns, C.**, 1920. Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen. III. *Veronica gentianoides albocincta*, IV. Die *albomarmorata* und *albuspulverea*-Sippen, V. *Mercurialis annua versicolor* und *xantha*. Sitzungsber. Preuß. Akad. Wiss. Berlin. S. 212—240.
- Coulter, M. C.**, 1918. Hybrid vigor. Bot. Gaz. **66**. S. 70—72.
- Coulter, M. C.**, 1920. Inheritance of aleurone color in maize. Bot. Gaz. **69**. S. 407—426.
- Cranner, B. H.**, 1914. Norges Skogdannende former av almindelig gran (*Picea excelsa* Link.). Tidsskr. Skogbruk. **22**. 75 S.
- Cuthbertson, W.**, 1918. „Rogues“ among potatoes. Gard. Chron. **64**. S. 102.
- Daniel, L.**, 1920. Obtention d'une race nouvelle d'*Asphodèle* par l'action du climat marin. C. R. Ac. Sc. Paris. **170**. S. 1332—1333.
- Duarte d' Oliviera, J.**, 1920. Sur la transmission de la fasciation et de la dichotomie à la suite de la greffe de deux vignes portugaises. C. R. Ac. Sc. Paris. **170**. S. 615—616.
- Ducloux, E.**, 1920. Sur la formation de races asporogènes du *Bacillus anthracis*. Atténuation de sa virulence. C. R. Ac. Sc. Paris. **170**. S. 1527—1529.
- East, E. M.**, 1918. Intercrosses between self-sterile plants. Brookl. Bot. Gard. Mem. **1**. S. 141—153.
- East, E. M.**, 1919. Studies on self-sterility. III. The relation between self-fertile and self-sterile plants. Genetics. **4**. S. 314—345.

- East, E. M., 1919. Studies on self-sterility. IV. Selective fertilization. *Genetics*. **4**. S. 346—355.
- East, E. M., 1919. Studies on self-sterility. V. A family of self-sterile plants wholly cross-sterile inter se. *Genetics*. **4**. S. 356—363.
- East, E. M. and Park, J. B., 1917. Studies on self-sterility. I. The behavior of self-sterile plants. *Genetics*. **2**. S. 505—609.
- East, E. M. and Park, J. B., 1918. Studies on self-sterility. II. Pollen tube growth. *Genetics*. **3**. S. 353—366.
- Emerson, R. A., 1918. A fifth pair of factors, Aa, for aleurone color in maize, and its relation to the Cc and Rr pairs. *Memoirs of the Cornell Univ. Agr. Experiment Station*. **16**. S. 231—289.
- Emoto, Y., 1920. Über die relative Wirksamkeit von Kreuz- und Selbstbefruchtung bei einigen Pflanzen. *Journ. College of Sc. Tokyo*. **43**.
- Fitzpatrick, H. M., 1918. Sexuality in *Rhizina undulata* Fries. *Bot. Gaz.* **65**. S. 201—226.
- Fleischer, M., 1920. Über die Entwicklung der Zwergmännchen aus sexuell differenzierten Sporen bei den Laubmoosen. *Ber. dtsch. bot. Ges.* **38**. S. 84—92.
- Fraser, A., 1919. The inheritance of the weak awn in certain *Avena* crosses and its relation to other characters of the oat grain. *Cornell Univ. Agr. Exp. St. Mem.* **23**. S. 635—676.
- Freeman, G. F., 1918. Producing bread making wheats for warm climates. *Journ. Heredity*. **9**. S. 211—226.
- Fries, Th. C. E., 1919. *Antennaria alpina* (L.) Gaerth. och dess skandinaviska elementararter. *Svensk bot. Tidskr.* **13**. S. 178—194.
- Fruwirth, C., 1920. Neunzehn Jahre Geschichte einer reinen Linie der Futtererbse. *Fühlings Landw. Ztg.* Heft 1/2. S. 1.
- Gallastegni, G. A., 1919. Some factor relations in Maize with reference to linkage. *Am. Naturalist*. **53**. S. 239—246.
- Gallaud, 1920. Une lignée de giroflées à anomalies multiples et héréditaires. *C. R. Ac. Sc. Paris*. **171**. S. 47—49.
- Gleason, H. A., 1919. Variability in flower number in *Veronica missurica* Raf. *Am. Naturalist*. **53**. S. 526—534.
- Gleisberg, W., 1920. Auffallende Typenbildung bei *Vaccinium oxycoccus* L. (Vorbericht.) *Ber. dtsch. bot. Ges.* **37**, S. 489—496. 4 Textf.
- Harland, S. C., 1918. On the genetics of crinkled dwarf rogues in Sea Island cotton. *West Indian Bull.* **16**. S. 353—355.
- Harris, J. A., 1916. On the distribution and correlation of the sexes (staminate and pistillate flowers) in the inflorescence of the aroids *Arisarum vulgare* and *Arisarum proboscideum*. *Bull. Torrey Bot. Club*. **42**. S. 663—673. 3 Textf.
- Harris, J. A. and Avery, B. T. jr., 1918. Correlation of morphological variations in the seedling of *Phaseolus vulgaris*. *Bull. Torrey Bot. Club*. **45**. S. 109—119.
- Hayward, P. S., 1918. A new hybrid lily. *Gard. Chron.* **64**. S. 107—108, 148.
- Heribert-Nilsson, N., 1920. Zuwachsgeschwindigkeit der Pollenschläuche und gestörte Mendelzahlen bei *Oenothera Lamarckiana*. *Hereditas*. **1**. S. 41—67. 1 Textf.



- Heribert-Nilsson, N.**, 1920. Ein Übergang aus dem isogamen in den heterogamen Zustand in einer Sippe der *Oenothera Lamarckiana*. *Hereditas*. 1. S. 212—220.
- Holmberg, O. R.**, 1920. Einige *Puccinellia*-Arten und -Hybriden. *Botaniska Notiser*. S. 103—111.
- Ikeno, S.**, 1918. On hybridisation of some species of *Salix*. *Journ. Genetics*. S. S. 33—58. 1 Taf. 1 Textf.
- Jones, D. F.**, 1918. Segregation of susceptibility to parasitism in Maize. *Am. J. Botany*. 5. S. 295—300.
- Jones, D. F.**, 1919. Selection of pseudo-starchy endosperm in maize. *Genetics*. 4. S. 364—393.
- Jones, D. F.**, 1920. Selection in self-fertilized lines as the basis for cross improvement. *Journ. Amer. Soc. Agronomy*. 12. S. 77—100. 3 Taf. 5 Textf.
- Jones, D. F.**, 1920. Heritable characters of maize. IV. A lethal factor — defective seeds. *Journ. Heredity*. 11. S. 161—167. 7 Textf.
- Jones, D. F.**, 1920. Selective fertilization in pollen mixtures. *Proc. nat. acad. scienc.* 6. S. 66—70. *Biol. Bull.* 38. S. 251—289.
- Kappert, H.**, 1920. Über das Vorkommen vollkommener Dominanz bei einem quantitativen Merkmal. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs.* 22. S. 199—209.
- Khek, E.**, 1919. Ein neuer *Cirsium*-Tripel-Bastard und seine mutmaßliche Ausgangspflanze. *Österr. bot. Zeitschr.* 68. S. 229—232. 2 Taf.
- La Marča, F.**, 1918. Un nouvel hybride de greffe. *C. R. Paris*. 166. S. 647—649.
- Lesage, P.**, 1919. Sur la stabilisation de caractères dans les plantes salées. *C. R. Ac. Sc. Paris*. 168. S. 1003—1004.
- Lingelsheim, A.**, 1920. *Polemonium coeruleum* × *reptans* (P. Limprichti Lingelsh.), die erste sichergestellte Hybride der Gattung. *Österr. bot. Zeitschr.* 69. S. 164—166.
- Longman, H. A. and White, C. T.**, Mutation in a proteaceous tree. *Proc. Roy. Soc. Queensland*. 30. S. 162—165. 1 Textf.
- Lotsy, J. P.**, 1920. *Cucurbita*-strydvrage (De soortsquestie; het gedrag na kruising; Parthenogenesis?). II. Eiger onderzoeken. *Genetica*. 2. S. 1—21.
- Lotsy, J. P.**, 1920. *Oenothera*-proeven in 1919. 1. *Genetica*. 2. S. 200 bis 213. 5 Abb.
- Lotsy, J. P.**, 1919. De *Oenotheren* als kernchimeren. *Genetica*. 1. S. 7—69, 113—129.
- Love, H. H. and Craig, W. T.**, 1918. The relation between color and other characters in certain *Avena* crosses. *Am. Naturalist*. 52. S. 369—383.
- Love, H. and Craig, W.**, 1919. The synthetic production of wild wheat forms. *Journ. Heredity*. 10. S. 50—65. 10 Textf.
- Love, H. and Craig, W.**, 1919. Fertile wheat-rye hybrids. *Journ. Heredity*. 10. S. 194—207. 11 Textf.
- Malinowski, E.**, 1920. Die Sterilität der Bastarde im Licht des Mendelismus. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs.* 22. S. 225—235. 6 Tab.

- Mitscherlich, E. A., 1919. Über künstliche Wunderährenbildung. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. **7**. S. 101—109. 8 Textf.
- Miyazawa, B., 1918. Inheritance of leaf-color and flower color in the Japanese morning-glory (Japanese). Report Agron. Soc. (Jap.). **190**. S. 603—638.
- Miyazawa, B., 1918. Studies of inheritance in the Japanese Convolvulus. Journ. Genetics. **8**. S. 59—82. 1 Taf. 1 Textf.
- Nilsson-Ehle, H., 1920. Über Resistenz gegen *Heterodera Schachtii* bei gewissen Gerstensorten, ihre Vererbungsweise und Bedeutung für die Praxis. Hereditas. **1**. S. 1—34. 4 Textf.
- Nohara, S., 1918. On the inheritance of certain characters in the pea (Japan.). Rep. Jap. Assoc. Breeding Sci. **2**. S. 12—14.
- Rasmuson, J., 1920. Mendelnde Chlorophyllfaktoren bei *Allium Cepa*. (Vorläufige Mitteilung.) Hereditas. **1**. S. 128—134.
- Rasmuson, H., 1920. Über einige genetische Versuche mit *Papaver Rhoeas* und *Papaver laevigatum*. Hereditas. **1**. S. 107—115.
- Rasmuson, H., 1920. On some hybridisation experiments with varieties of *Collinsia* species. Hereditas. **1**. S. 178—185. 1 Textf.
- Raunkiaer, C., 1919. Über Homodromie und Antidromie, insbesondere bei Gramineen. Biologiske Meddel. udgivne af det kgl. Danske Videnskabskabernes Selskab. **1**. S. 1—32. 2 Textf.
- Roberts, H., 1919. Yellow-berry in hard winter-wheat. Journ. agr. Research. **18**. S. 155—169.
- Salaman, R. N. and Lesley, J. W., 1920. Genetic studies in potatoes. The inheritance of an abnormal haulm type. Journ. Genetics. **10**. S. 21—36. 4 Taf.
- Salisbury, E. J., 1920. Variation in *Anemone apennina* L. and *Clematis vitalba* L., with special reference to trimery and abortion. Ann. of Botany. **34**. S. 107—117.
- Schultz, E. S. and Folsom, D., 1920. Transmission of the mosaic disease of Irish potatoes. Journ. agric. research. **19**. S. 315—337. 7 Taf.
- Sirks, M. J., 1920. Erfelykheids- en selectieonderzoekingen by *Vicia*-soorten. I. De navelkleur van *Vicia Faba*. Genetica. **2**. S. 193—199.
- Sirks, M. J., 1920. De analyse van een spontane boonhybride. Genetica. **2**. S. 97—114.
- Stakman, E. C., Parker, J. H. and Piemeisel, F. J., 1918. Can biological forms of stem rust on wheat charge rapidly enough to interfere with breeding for rust resistance? Journ. Agr. Research. **14**. S. 111—124. 5 Taf.
- Stomps, T. J., 1920. Über zwei Typen von Weißbrandbunt bei *Oenothera biennis* L. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. **22**. S. 261—274.
- Stout, A. B. and Bous, H. M., 1920. Statistical studies of flower number per head in *Cichorium Intybus*: kinds of variability, heredity, and effects of selection. Mem. Torrey Bot. Club. **17**. S. 334—458.
- Stout, A. B., 1919. Intersexes in *Plantago lanceolata*. Bot. Gaz. **68**. S. 109—134.
- Takezaki, Y., 1918. Inheritance in the Japanese morning-glory (Japanese). Rep. Jap. Assoc. Breeding Sci. **2**. S. 7—11.

- Tedin, H.**, 1920. The inheritance of flower colour in *Pisum*. *Hereditas*. **1**. S. 68—97. 1 Taf. 2 Textf.
- Terao, H.**, 1918. Maternal inheritance in the soy bean. *Am. Naturalist*. **52**. S. 51—56.
- Tschermack, E. v.**, 1920. Über Züchtung landwirtschaftlich und gärtnerisch wichtiger Hülsenfrüchte. *Arb. Landw. Ges. Österreich*. S. 80—106.
- Vries, E. de**, 1919. Versuche über die Frucht- und Samenbildung bei Artkreuzungen in der Gattung *Primula*. *Rec. trav. bot. néerl.* **16**. S. 63 bis 203. 2 Taf.
- Weatherwax, P.**, 1919. The morphological basis of some experimental work with maize. *Am. Naturalist*. **53**. S. 269—272.
- Wettstein, F. v.**, 1920. Künstliche haploide Parthenogenese bei *Vaucheria* und die geschlechtliche Tendenz ihrer Keimzellen. **38**. S. 260—266. 2 Textf.
- Yampolski, C.**, 1919. Inheritance of sex in *Mercurialis annua*. *Am. J. Botany*. **6**. S. 410—442. 4 Taf.
- Yampolski, C.**, 1920. Sexintergradation in the flowers of *Mercurialis annua*. *Am. J. Botany*. **7**. S. 95—100.
- Yampolski, C.**, 1920. Further observations on sex in *Mercurialis annua*. *Am. Naturalist*. **54**. S. 280—284.
- Ziegler, A.**, 1920. Unterscheidungsmerkmale der Gerste mit besonderer Berücksichtigung der Basalborste. *Dtsch. landw. Presse*. **47**. S. 184 bis 185. 6 Textf. *Ill. landw. Ztg.* **40**. Nr. 35/36. S. 166, 2 Abb. *Württ. Gerstenbau Ges. Abt. Süden*.

### b) Tiere.

- Adametz, L.**, 1918. Über Wesen und Ursprung der Domestikationsmerkmale bei Mensch und Tier. *Sitzungsber. anthrop. Ges. Wien*. **48**. S. 4—9.
- Allen, E. J. and Sexton, E. W.**, 1920. Eye-colour in *Gammarus*. *Journ. Genetics*. **9**. S. 347—366. 1 Taf. 1 Textf.
- Allen, E. J. and Sexton, E. W.**, 1917. The loss of the eye pigment in *Gammarus chevreuxi*. A Mendelian study. *Journ. Marine Biol. Assoc.* **11**. S. 273—353. 7 Taf.
- Alverdes, F.**, 1920. Über das Manifestwerden der ererbten Anlage einer Abnormität. *Biol. Centralbl.* **40**. S. 473—480.
- Anonymus**, 1918. Inheritance investigations in swine. *Kansas Stat. Rep.* S. 42—43.
- Anonymus**, 1918. Inheritance of color in Andalusian fowl. *Kansas Stat. Rep.* S. 45.
- Banta, A. M.**, 1916. A sex-intergrade strain of *Cladocera*. *Proc. Soc. Exp. Biol. Medicine*. **14**. S. 3—4.
- Banta, A. M.**, 1917. A strain of sex intergrades. *Anatomical record*. **11**.
- Banta, A. M.**, 1918. Sex and sex intergrades in *Cladocera*. *Proc. Nat. Acad. Sciences*. **4**. S. 373—379.
- Banta, A. M.**, 1919. The extent of the occurrence of sex-intergrades in *Cladocera*. *Anat. Record*. **15**. S. 355—356.



- Banta, A. M.**, 1919. The results of selection with a *Cladocera* pure line (clone). *Proc. Soc. Exp. Biol. and medicine*. **16**. S. 123—124.
- Bond, C.** 1919. On certain factors concerned in the production of eye colour in birds. *Journ. Genetics*. **9**. S. 69—81.
- Bond, C.**, 1920. On the left-sided incidence of the supernumerary digit in heterodactylous fowl. *Journ. Genetics*. **10**. S. 89—91.
- Bridges, C. B.**, 1918. Maroon, a recurrent mutation in *Drosophila*. *Proc. Nat. Acad. Sc.* **4**. S. 316—318.
- Bridges, C. B.**, 1919. Vermilion deficiency. *Journ. General Physiology*. **1**. S. 645—656.
- Castle, W. E.**, 1916. Size inheritance in guinea-pig crosses. *Proc. Nat. Acad. Sc. Washington*. **2**. S. 252—264.
- Castle, C. C.**, 1919. Inheritance of quantity and quality of milk production in dairy cattle. *Proc. Nat. Acad. Sc.* **5**. S. 428—434.
- Castle, W. E.**, 1919. Studies of heredity in rabbits, rats and mice. *Carn. Inst. Washington Publ. No.* 288.
- Castle, W. E.**, 1919. Siamese, an albinistic color variation in cats. *Am. Naturalist*. **53**. 265—268.
- Castle, W. E.**, 1919. The linkage system of eight sex-linked characters in *Drosophila virilis*. *Proc. Nat. Acad. Sc.* **5**. S. 32—36.
- Castle, W. E.**, 1920. Model of the linkage system of eleven second chromosome genes of *Drosophila*. *Proc. Nat. Acad. Sc.* **6**. S. 73—77.
- Cole, L. J. and Ibsen, H. L.**, 1920. Inheritance of congenital palsy in guinea-pigs. *Am. Naturalist*. **54**. S. 130—151.
- Crozier, W. J.**, 1920. Sex correlated coloration in *Chiton tuberculatus*. *Am. Naturalist*. **54**. S. 84—88 und *Contr. Bermuda Biol. St. No.* 109.
- Dammerman, K. W.**, 1920. On hybrids of *Batoceras albofasciata* and *gigas*. *Tydschrift voor entomologie*. **62**. S. 157—160. 2 Taf.
- Detlefsen, J. A. and Yapp, W. W.**, 1920. The inheritance of congenital cataract in cattle. *Am. Naturalist*. **54**. S. 277—280 und *Pap. No.* 10 *Laboratory of Genet., Illin. Agr. Exp. St.*
- Duerden, J. E.**, 1919. The germ-plasm of the ostrich. *Am. Naturalist*. **53**. S. 313—337. 3 Textf.
- Duerden, J. E.**, 1920. Inheritance of callosities in the ostrich. *Am. Naturalist*. **54**. S. 289—312.
- Dunn, L. C.**, 1919. Anomalous ratios in a family of yellow mice suggesting linkage between the genes for yellow and for black. *Am. Naturalist*. **53**. S. 558—560.
- Dunn, L. C.**, 1920. Sable varieties of mice. *Am. Naturalist*. **54**. S. 247 bis 261.
- Dürken, B.**, 1919. Über die Erbllichkeit des in farbigem Lichte erworbenen Farbkleides der Puppen von *Pieris brassicae*. 2. vorl. Mitt. *Nachr. Kgl. Ges. Wissensch. Göttingen*. Heft 3. S. 428—434.
- Erdmann, Rh.**, 1920. Endomixis and size variations in pure bred lines of *Paramecium aurelia*. *Arch. Entw.-Mech.* **46**. S. 85—148. 12 *Diagr.* 20 Taf.

- Frisch, K. v.**, 1920. Über den Einfluß der Bodenfarbe auf die Fleckenzeichnung des Feuersalamanders. *Biol. Centralbl.* **40**. S. 390—414. 30 Textf.
- Goldschmidt, R.**, 1918. Genetic experiments concerning evolution. *Am. Naturalist.* **52**. S. 28—50. 1 Textf.
- Goldschmidt, R.**, 1920. Untersuchungen über Intersexualität unter Mitwirkung von Seiler, J., Poppelbaum, H., Machida, J. *Zschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs.* **23**. S. 1—199. 11 Taf. 84 Textf.
- Goldschmidt, R.**, 1920. Die quantitative Grundlage von Vererbung und Artbildung. Votr. u. Aufs. *Entwickl. mech. Organismen*. Berlin. Springer. Heft 24. 163 S. 28 Textf.
- Goodale, H. L.**, 1918. Internal factors influencing egg production in the Rhode Island red breed of domestic fowl I, II u. III. *Am. Naturalist.* **52**. S. 65—94, 209—232, 301—321.
- Goodale, H. D.**, 1918. Inheritance of winter egg production. *Science.* **47**. S. 542—543.
- Grassi, B. and Topi, M.**, 1917. Gibt es mehrere Reblausrassen (ital.). *Rendic. sed. della R. Acad. dei Lincei. Cl. sc. fis. mat. e nat.* **26** I, S. 265—273.
- Hagedoorn, A. L. en A. C. Hagedoorn-van Vorstheuvcl la Brand**, 1919. Het overgeërfde moment by bacteriële ziekten. *Nederlandsch Tydschrift voor Geneeskunde.* **63**. 1. S. 179—182.
- Hagedoorn-La Brand, A. C. and Hagedoorn, A. L.**, 1920. Inherited predisposition for a bacterial disease. *Am. Naturalist.* **54**. S. 368—376.
- Haldane, J.**, 1920. Note on a case of linkage in *Paratettix*. *Journ. Genetics.* **10**. S. 47—51.
- Hance, R. T.**, 1917. Studies on a race of *Paramecium* possessing extra contractile vacuoles. 1. An account of the morphology, physiology, genetics and cytology of this new race. *Journ. exp. Zool.* **23**.
- Harrison, J.**, 1919. Studies in the hybrid *Bistoninae*. *Journ. Genetics.* **9**. S. 1—38. 1 Taf. 10 Textf.
- Harrison, J.**, 1920. Genetical studies in the moths of the geometrid genus *Oporabia* (*Oporinia*). *Journ. Genetics.* **9**. S. 195—280. 13 Textf.
- Harrison, J.**, 1920. The inheritance of melanism in the genus *Tephrosia* (*Ectropis*) with some consideration of the inconstancy of unit characters under crossing. *Journ. Genetics.* **10**. S. 60—85. 3 Textf.
- Hays, F. A.**, 1918. The influence of excessive sexual activity of male rabbits. II. On the nature of their offspring. *Journ. exp. Zool.* **25**. S. 571—613.
- Hertwig, P.**, 1920. Haploide und diploide Parthenogenese. *Biol. Centralbl.* **40**. S. 145—174.
- Hertwig, G. u. P.**, 1920. Triploide Froschlarven. *Arch. mikrosk. Anatomie Festschr. f. Hertwig.* **94**. S. 34—54. 1 Taf.
- Ibsen, H. L.**, 1919. Synthetic pink-eyed self white guinea pigs. *Am. Naturalist.* **53**. S. 120—130.
- Ibsen, H. L.**, 1919. Tricolor inheritance IV. The triple allelomorphic series in guinea-pigs. *Genetics.* **4**. S. 597—606.
- Ibsen, H. L.**, 1920. Linkage in rats. *Am. Naturalist.* **54**. S. 61—67.

- Jollos, V.**, 1920. Experimentelle Vererbungsstudien an Infusorien. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. **24**. S. 77—97.
- Just, G.**, 1920. Der Nachweis von Mendelzahlen bei Formen mit niedriger Nachkommenzahl. Arch. mikr. Anatomie, Festschr. Hertwig. S. 604 bis 652.
- King, H. D.**, 1918. Studies on inbreeding I. The effects of inbreeding on the growth and variability in the body weight of the albino rat. Journ. exp. Zool. **26**. S. 1—54.
- King, H. D.**, 1918. Studies on inbreeding II. The effects of inbreeding on the fertility and on the constitutional vigor of the albino rat. Journ. exp. Zool. **26**. S. 335—378. 1 Taf. 2 Textf.
- King, H. D.**, 1918. Studies on inbreeding III. Journ. exp. Zool. **27**. S. 1 bis 35. 1 Textf.
- Kolthoff, K.**, 1920. *Dryobates leuconotus* (Bechst.)  $\times$  *D. major* (Linné), *et al.* Fauna och Flora. S. 1—6. 1 Textf.
- Kroon, H. M.**, 1920. De overerving der kleuren by onze huisdieren, in het byzonder by het paard. Tydschrift voor diergeneeskunde. **47**. S. 85—95.
- Kroon, H. M.**, 1920. Nog eens: De overerving der kleuren by onze huisdieren in het byzonder by het paard. Tydschrift voor diergeneeskunde. **47**. S. 312—314.
- Kuiper, K. jr.**, 1920. Onderzoekingen over kleur en teekening by runderen. Naar experimenten van H. Houwink Hyn. Genetica. **2**. S. 137—161. 5 Abb.
- Kuyper, K. J.**, 1920. Steriele soortsbastaarden. Genetica. **2**. S. 289—299. 6 Textf.
- Lancefield, D. E.**, 1918. Three mutations in previously known loci. Am. Naturalist. **52**. S. 264—268.
- Lancefield, D. E.**, 1918. An autosomal bristle modifier, affecting a sex-linked character. Am. Naturalist. **52**. S. 462—464.
- Lancefield, D. E.**, 1918. A case of abnormal inheritance in *Drosophila melanogaster*. Am. Naturalist. **52**. S. 556—558.
- Landis, E. M.**, 1920. An amiconucleate race of *Paramecium caudatum*. Am. Naturalist. **54**. S. 453—457.
- Little, C. C.**, 1919. The fate of individuals homozygous for certain color factors in mice. Am. Naturalist. **53**. S. 185—187.
- Little, C. C.**, 1920. The heredity of susceptibility to a transplantable sarcoma (J. W. B.) of the japanese waltzing mouse. Science N. S. **51**. S. 467—468.
- Little, C. C.**, 1920. Alternative explanations for exceptional color classes in doves and canaries. Am. Naturalist. **54**. S. 162—175.
- Little, C. C.**, 1920. Is there linkage between the genes for yellow and for black in mice? Am. Naturalist. **54**. S. 267—270.
- Little, C. C.**, 1920. Note on the occurrence of a probable sex-linked lethal factor in mammals. Am. Naturalist. **54**. S. 457—460.
- Loeb, J.**, 1918. Further experiments on the sex of parthenogenetic frogs. Proc. Nat. Acad. Sc. **4**. S. 60—62.



- Lönnberg, E.**, 1919. Hybrid Gulls. Arkiv för Zoologi. **12**. No. 7. S. 1—22. 3 Taf. 6 Textf.
- MacDowell, E. C.**, 1917. The bearing of selection experiments with *Drosophila* upon the frequency of germinal changes. Proc. Nat. Acad. Sc. **3**. S. 291—297. 1 Textf.
- MacDowell, E. C. and Vicari, E. M.**, 1917. On the growth and fecundity of alcoholized rats. Proc. Nat. Acad. Sc. **3**. S. 577—579.
- MacDowell, E. C.**, 1910. The influence of parental alcoholism upon habit formation in albino rats. Proc. Soc. Exp. Biol. and Medicine. **16**, S. 125—126.
- MacDowell**, 1920. Bristle inheritance in *Drosophila*. III. Journ. exper. Zool. **30**. S. 419—460. 8 Textf.
- Morgan, T. H.**, 1918. Inheritance of number of feathers of the fantail pigeon. Am. Naturalist. **52**. S. 5—27. 16 Textf.
- Morgan, T. H.**, 1920. Variations in the secondary sexual character of the fiddler crab. Am. Naturalist. **54**. S. 220—246. 4 Textf.
- Morgan, T. H. and Bridges C. B.**, 1919. The inheritance of a fluctuating character. Journ. General Physiology. **1**. S. 639—643. 1 Textf.
- Muller, H. J.**, 1917. An *Oenothera*-like case in *Drosophila*. Proc. Nat. Ac. Sc. **3**. S. 619—626.
- Nabours, R. K.**, 1919. Parthenogenesis and crossing-over in the grouse locust *Apotettix*. Am. Naturalist. **53**. S. 131—142.
- Newman, H. H.**, 1918. Hybrids between fundulus and mackerel. A study of paternal heredity in heterogenic hybrids. Journ. exp. Zool. **26**. S. 391—421. 2 Taf.
- Ohly, C.**, 1920. Studien in der Merinofleischschafherde Münchenlohra. Arb. Dtsch. Ges. Züchtkunde. Heft 24. S. 1—111. 9 Taf.
- Onslow, H.**, 1919. Inheritance of wing colour in Lepidoptera. I. Journ. Genetics. **9**. S. 53—60. 1 Taf.
- Onslow, H.**, 1920. The inheritance of wing color in Lepidoptera. III. Melanism in *Boarmia consortaria* (var. *consobrinaria*, Bkh.). Journ. Genetics. **9**. S. 339—346. 1 Taf.
- Payne, F.**, 1918. An experiment to test the nature of variations in which selection acts. Indiana Univ. Studies. **5**. S. 3—45.
- Pearl, R.**, 1916. The effect of the parental alcoholism and certain other drug intoxications upon the progeny in the domestic fowl. Proc. Nat. Acad. Sc. Washington. **2**. S. 380—385.
- Pearl, R.**, 1916. Some effects of the continued administration of alcohol to the domestic fowl with special reference to the progeny. Proc. Nat. Acad. Sc. Washington. **2**. S. 675—683.
- Pearl, R. and Patterson, S. W.**, 1916. On the degree of inbreeding which exists in American Jersey cattle. Proc. Nat. Acad. Sc. **2**. S. 68—69.
- Pelseneer, P.**, 1919. L'hybridation chez les Mollusques. C. R. Ac. Sc. Paris. **168**. S. 1056—1059.
- Plank, G. M. v. d.**, 1920. Kruising van Jersey met zwartbont vee. Genetica. **2**. S. 300.

- Poll, H., 1920. Pfaumischlinge (Mischlingsstudien VIII). Arch. mikr. Anatomie, Festschr. f. Hertwig. S. 365—458. 5 Taf. 5 Textf.
- Punnett, R., 1920. The genetics of the Dutch Rabbit — a criticism. Journ. Genetics. **9**. S. 303—317. 1 Taf.
- Rickards, E. and Jones, F. W., 1918. On abnormal sexual characters in twin goats. Journ. Anat. **52**. S. 265—275.
- Riley, C. F., 1919. Some habitat responses of the large water strider *Gerris reginis* Say I., II. Am. Naturalist. **53**. S. 394—414, 483—505. 36 Textf.
- Riley, E. F., 1920. Some habitat responses of the large water strider *Gerris reginis* Say III. Am. Naturalist. **54**. S. 68—83.
- Schmid, G., 1919. Zur Variabilität der *Clausilia* (*Alinda*) *biplicata* Mont. Nachr.blatt dtsch. malakozooisch. Ges. S. 24—44.
- Shull, A. T., 1918. Genetic relations of the winged and wingless forms to each other and to the sexes in the aphid *Macrosiphum solanifolii*. Am. Naturalist. **52**. S. 507—520.
- Small, C. P., 1919. Hereditary Cataract in calves. Am. Journ. Ophth. **2**. S. 681—682.
- Sò, M u. Imai, Y., 1920. The types of spotting mice and their genetic behavior. Journ. Genetics. **9**. S. 319—333.
- Steinach, E., 1920. Künstliche und natürliche Zwitterdrüsen und ihre analogen Wirkungen. Drei Mitteilungen. Arch. Entw. mech. **46**. S. 12 bis 28. 1 Taf.
- Steinach, E., 1920. Verjüngung durch experimentelle Neubelebung der alternden Pubertätsdrüse. Arch. Entw. mech. Org. **46**. S. 557—614 11 Taf. 7 Textf. und Berlin, Springer. 8°. 68 S. 9 Taf. 7 Textf.
- Sumner, F. B., 1918. Continuous and discontinuous variations and their inheritance in *Peromyscus* I, II, III. Am. Naturalist. **52**. S. 177—208, 290—300, 439—454. 12 Textf.
- Sumner, Fr., 1920. Geographic variation and Mendelian inheritance. Journ. exp. Zool. **30**. S. 369—402. 7 Textf.
- Vogt, A., 1919. Vererbter Hydrophthalmus beim Kaninchen. Sitzungsber. der Gesellschaft der Schweizer Augenärzte. Autoreferat in Klinische Monatsblätter für Augenheilkunde. **63**. S. 233.
- Whiting, P. W., 1919. Inheritance of white spotting and other color characters in cats. Am. Naturalist. **53**. S. 473—482.
- Winge, Ø., 1920. Über die Vererbung der Haarfarbe der Pferde. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. **24**. S. 1—32.
- Winge, Ø., 1920. Om Nedarvningen af Hertens Lød. Nordisk Jordbuks-forskning. **2**. S. 1—30.
- Woltreck, R., 1919. Variation und Artbildung. I. Teil. Bern, A. Francke. 8°. 146 S. 6 Taf. 55 Textf.
- Wright, S., 1920. The relative importance of heredity and environment in determining the piebald pattern of guinea-pigs. Proc. Nat. Acad. Sc. Washington. **6**. S. 320—333.
- Zeleny, C., 1917. Full eye and emarginate eye from bar-eye in *Drosophila* without change in the bar gene. Abstr. Am. Zool. S. 8.

**Zeleny, C.**, 1917. Selection for high-facet and for low-facet number in the bar-eyed race of *Drosophila*. Abstr. Am. Zool. S. 9—10.

**Zeleny, C.**, 1920. A change in the bar gene of *Drosophila melanogaster* involving further decrease in facet number and increase in dominance. Journ. exp. Zool. **30**. S. 293—324. 9 Textf.

### e) Mensch.

**Adametz, L.**, 1918. Über Wesen und Ursprung der Domestikationsmerkmale bei Mensch und Tier. Sitzungsber. anthrop. Ges. Wien. **48**. S. 4—9.

**Bell, A. G.**, 1918. The duration of life and conditions associated with longevity. A study of Hyde generalogy. Geneal. Record Off. Wash. S. 5—57.

**Bergman, E.**, 1920. A family with hereditary (genotypical) tremor. Hereditas. **1**, S. 98—106. 2 Textf.

**Bonnevie, K.**, 1920. Arvelighedsundersøkelser i norske bygdeslegter. Naturens Verden. S. 317—326. 4 Textf.

**Brandes, M.**, 1920. Über Fälle von einseitiger Luxatio congenita mit Osteochondritis juvenilis des nicht luxierten Hüftgelenkes; zugleich ein Beitrag zur Ätiologie der Osteochondritis (Calvé-Perthes). Archiv für orthopädische u. Unfallchirurgie. **17**. S. 527—546. 6 Textf.

**Bryn, H.**, 1920. Researches into anthropological heredity. Hereditas. **1**. S. 186—212.

**Bukura, C.**, 1920. Haemophilie beim Weibe. Kritische Studie nebst Erörterung der gynäkologischen Blutungen. Jena, Fischer. 92 S. 8°. 6 Textf.

**Chapelle, E. H. de.**, 1918. Dysostose cleidocranienne héréditaire. Dissertation Leiden. Rotterdam, J. C. van Vliet. **121**. 21 S. 19 Abb. 7 Taf.

**Davenport, C. B.**, 1918. Hereditary tendency to form nerve tumors, Proc. Nat. Acad. Sc. **4**. S. 213—214.

**Davenport, C. B.**, 1919. A strain producing multiple births. Journ. Heredity. **10**. S. 382—384. 1 Stammbaum.

**Davenport, C. H.**, 1920. Influence of the male on the production of twins. Medical Record.

**Doyer, J. J. Th.**, 1920. Proeve van een onderzoek omtrent het familiair en hereditair voorkomen van tuberculose volgens de wetenschappelyk genealogische methode. Diss. Groningen. S. B. Wolters' Uitgev. 217 S. 7 Stammtaf. 258 Quartiere.

**Engelking, E.**, 1920. Über familiäre Polycythaemie und die dabei beobachteten Augenveränderungen. Klinische Monatsblätter für Augenheilkunde. **64**. S. 645—664. 1 Textf.

**Feldmann, J.**, 1919. Der jetzige Stand der Lehre von der Tay-Sachsschen familiären amaurotischen Idiotie. Klinische Monatsblätter für Augenheilkunde. **63**. S. 641—653.

**Fraser, J. S.**, 1919. Otosclerosis associated with fragilitas ossium and blue sclerotics with a clinical report of three cases. Proc. Royal Soc. medicine Section of Otology. **7**. S. 126—133 der Section of Otology.



- Frets, G. P.**, 1920. De polymerietheorie getoetst aan de erfelykheid van den hoofdvorm. *Genetica*. **2**. S. 115—136.
- Frets, G. P.**, 1919. Over de erfelykheid van den Hoofdform. *Handelingen Ned. Nat. en Geneesk. Congres.* **17**. S. 350—359.
- Glanzmann, E.**, 1918. Hereditäre, haemorrhagische Thrombasthenie. *Jahrbuch für Kinderheilkunde*. **88**; der 3. Folge **38**. S. 1—42, 113—141. 3 Taf. 2 Textf.
- Göbell, R. und Runge, W.**, 1917. Eine familiäre Trophoneurose der unteren Extremitäten. *Arch. Psychiatrie*. **57**.
- Groß, O.**, 1920. Der hämolytische Ikterus. *Mediz. Klinik*. **16**. S. 489—491.
- Heilig, M.**, 1917. Über Beziehungen zwischen klinischem und histopathologischem Befund bei einer familiären Erkrankung des kindlichen motorischen Systems. *Arch. Psychiatrie*. **57**. S. 433—456.
- Heine, L.**, 1920. Über angeborene familiäre Stauungspapille. *Graefes Archiv für Ophthalmologie*. **102**. S. 339—345. 1 Taf. 2 Textf.
- Heymann, A.**, 1917. Zur Lehre von der partiellen Myotonia congenita. *Inaug.-Diss. Kiel*.
- Hildén, K.**, 1920. Anthropologische Untersuchungen über die Eingeborenen des russischen Altai. *Helsingfors. Holger Schildts Tryckeri*. 137 S. 3 Taf.
- Klinkert, D.**, 1920. Das Problem der konstitutionellen Eosinophilie. *Zeitschr. f. klinische Medizin*. **89**. S. 156—171. 4 Textf.
- Koltonski, H.**, 1920. Über Erblichkeit der Ovarial- besonders der Dermoidcysten. *Zeitschr. f. Krebsforschung*. **17**. S. 408—416.
- Kooy, T. H.**, 1917. Über einen Fall von Heredodegeneratio, Typus Strümpell, bei Zwillingen. *Dtsch. Zeitschr. Nervenheilk.* **57**. S. 267—273.
- Kretschmer, E.**, 1917. Über eine familiäre Blutdrüsenkrankung. *Ztschr. Ges. Neur. u. Psych.* **36**. S. 77—85.
- Landolt, M.**, 1918. A propos de l'hérédité des modifications somatiques. *Archives d'Ophthalmologie*. **36**. S. 35—41.
- Lange, C. de u. Schippers, J. C.**, 1917. Über familiäre Splenomegalie. *Jahrbuch f. Kinderheilk.* **86**; der 3. Folge **36**. S. 459—517. 1 Taf. 1 Textf.
- Laughlin, H. H.**, 1920. Calculating ancestral influence in man. *Proc. Nat. Acad. Sc. Washington*. **6**. S. 235—243.
- Lenz, F.**, 1919. P. W. Siegels Urlaubskinder und die Lösung des Geschlechtsproblems. *Münchener Mediz. Wochenschrift*. **66**. Jahrg. S. 188—190.
- Lenz, F.**, 1920. Ergänzende Bemerkungen zur Geschlechtsbestimmung. *Münchener Mediz. Wochenschrift*. **67**. Jahrg. S. 164.
- Lenz, F.**, 1920. Zur Geschlechtsbestimmung. *Münchener Mediz. Wochenschrift*. **67**. Jahrg. S. 543—544.
- Levinstein, O.**, 1919. Über hereditäre Anosmie. *Archiv für Laryngologie*. **32**. S. 172—178.
- Little, C. C.**, 1919. Some factors influencing the human sex-ratio. *Proc. Soc. exp. Biol. Med.* **16**. S. 127—130.
- Little, C. C.**, 1920. A note on the human sex-ratio. *Proc. Nat. Ac. Sc. Washington*. **6**. S. 250—253.
- Loeb, L.**, 1920. The individuality-differential and its mode of inheritance. *Am. Naturalist*. **54**. S. 55—60.

- Löhlein, W.**, 1919. Über hereditäre Ptosis der orbitalen Tränendrüse. Münchener Mediz. Wochenschrift. 66. Jahrg. S. 651—653.
- Lundborg, H.**, 1920. Hereditary transmission of genotypical deaf-mutism. Hereditas. 1. S. 35—40.
- Lundborg, H.**, 1920. Rassen- und Gesellschaftsprobleme in genetischer und medizinischer Beleuchtung. Hereditas. 1. S. 135—177.
- Lundborg, H.**, 1920. En svensk bondesläkts historia sedd i rasbiologisk belysning (Svenska Sällskapets för Rashygien skriftserie. II). Stockholm, P. A Norstedt & Söner. 1. 8°. 40 S.
- Rittershaus, G.**, 1920. Ein Beitrag zur Theorie der Geschlechtsbestimmung und des Knabenüberschusses. Münchener Mediz. Wochenschrift. 67. Jahrg. S. 162—164. 3 Textf.
- Röfle, R.**, 1919. Multiple Tumoren und ihre Bedeutung für die Frage der konstitutionellen Entstehungsbedingungen der Geschwülste. Zeitschr. f. angew. Anatomie u. Konstitutionslehre. 5. S. 127—145.
- Schultz, A. H.**, 1918. Studies in the sex-ratio in man. Biol. Bull. 34. S. 257—275.
- Schusick, O.**, 1920. Über einen Fall von familiärer kindlicher Lebercirrhose. Arch. f. Kinderheilk. 68. S. 144—149.
- Serko, A.**, 1919. Ein Fall von familiärer periodischer Lähmung (Oddo-Audibert). Wiener klinische Wochenschrift. 32. Nr. 47. S. 1138—1140.
- Siegel, P. W.**, 1920. Zur Frage der kindlichen Geschlechtsbildung. Münchener Mediz. Wochenschr. 67. Jahrg. S. 430—432.
- Sinha, S.**, 1918. Polydactylism and tooth color. Journ. Heredity. 9. S. 96.
- Starek, y.**, 1920. Zur Kasuistik der familiären amaurotischen Idiotie. Monatschr. für Kinderheilkunde. 18. S. 139—141.
- Steinach, E.**, 1920. Verjüngung durch experimentelle Neubildung der alternierenden Pubertätsdrüse. Arch. Entw. Mechan. Org. 46. S. 557—614. 11 Taf. 7 Textf.; und: Berlin, Springer. 8°. 68 S. 7 Textf. 9 Taf.
- Straub, M.**, 1919. La part de l'hérédité et de l'étude dans le développement de la myopie. Archives d'Ophthalmologie. 36. S. 68—84. 3 Textf.
- Virchow, H.**, 1919. Die Milchwanzenzähne des Menschen und anderer Primaten. Zeitschr. f. Ethnologie. 51. S. 260—272.
- Vogt, A.**, 1919. Vererbung in der Augenheilkunde. Münchener Mediz. Wochenschrift. 66. Jahrg. S. 1—5.
- Vossius, A.**, 1920. Zwei Fälle von Katarakt in Verbindung mit Sklerodermie. Zeitschr. für Augenheilkunde (Festschrift für Herm. Kuhnt). 43. S. 640 bis 654.
- Weber, F. P.**, 1919. The Occurrence of clubbed fingers in healthy persons as a familiar peculiarity. The British Medical Journ. Nr. 3064. S. 379.
- Weinberg, W.**, 1920. Vererbungsstatistik und Dementia praecox. (Vorläufige Mitteilung.) Münchener Mediz. Wochenschr. 67. Jahrg. S. 667—668.
- Wynhansen, O. S. und Elzas, M.**, 1920. Diabetes innocens. Arch. f. Verdauungskrankheiten. 26. S. 33—52.
- Zorn, B.**, 1919. Über familiäre atypische Pigmentdegeneration der Netzhaut (totale Aderhautatrophie). Arch. f. Ophthalmologie (Graefes Archiv). 101. S. 1—13. 1 Textf.

### III. Arbeiten über Abstammungslehre, ausgehend von Tatsachen der vergleichenden Anatomie, Physiologie (Serologie) und Entwicklungsgeschichte, der Tier- und Pflanzengeographie.

#### a) Pflanzen.

- Arber, A., 1918. On heterophylly in water plants. *Am. Naturalist*. **53**. S. 272—278.
- Boas, H. M., 1918. The individuality of the bean pod as compared with that of the bean plant. *Mem. Torr. Bot. Club*. **17**. S. 207—209.
- Bonnier, G., 1919. Semis comparés à une haute altitude et dans la plaine. *C. R. Acad. Sc. Paris*. **169**. S. 1236.
- Bonnier, G., 1920. Sur les changements, obtenus expérimentalement, dans les formes végétales. *C. R. Acad. Sc. Paris*. **170**. S. 1356—1359.
- Boulenger, G. A., 1920. Sur les *Primula elatior*, *acaulis*, et *officinalis* à propos de la Note de M. Ad. Davy de Virville. *C. R. Acad. Sc. Paris*. **170**. S. 1297—1300.
- Buchanan, R. E., 1918. Bacterial phylogeny as indicated by modern types. *Am. Naturalist*. **52**. S. 233—246. 3 Textf.
- Chevalier, M. A., 1920. Sur l'origine des pommiers à cidre cultivés en Normandie et en Bretagne. *C. R. Acad. Sc. Paris*. **171**. S. 521—523.
- Daniel, L., 1920. Réactions antagonistiques et rôle du bourrelet chez les plantes greffées. *C. R. Acad. Sc. Paris*. **170**. S. 1512—1515.
- Davy de Virville, A., 1920. Sur la distribution géographique des *Primula officinalis* Jacq., *Primula grandiflora* Lam. et *Primula elatior* Jacq. dans l'ouest de la France. *C. R. Acad. Sc. Paris*. **170**. S. 1068—1071.
- Fedde, F., 1919. Beiträge zur Kenntnis der europäischen Arten der Gattung *Corydalis* I und II. *Repertor*. **16**. S. 187—192. *Repert. Europ. et Medi.* I. S. 321—332, 347—352.
- Fries, T. C. E., 1919. Der Samenbau bei *Cyanastrum* Ohio. *Svensk bot. Tidskrift*. **13**. S. 295—304. 6 Textf.
- Gates, R. R., 1918. A systematic study of the North American *Melanthaceae* from the genetic standpoint. *Journ. Linnean Soc. Bot.* **44**. S. 131 bis 172.
- Gates, R. R., 1918. A systematic analytical study of certain North American *Convallariaceae* considered in regard to their origin through discontinuous variation. *Ann. Bot.* **32**. S. 253—257.
- Götze, H., 1918. Hemmung und Richtungsänderungen begonnener Differenzierungsprozesse. *Jahrb. wiss. Bot.* **58**. S. 337—406.
- Janchen, E., 1914. Neuere Forschungsergebnisse über die Abstammung der Monocotyledonen. *Mitt. Naturw. Vereins Wien*. **12**. S. 39—42.
- Klebahn, H., 1918. Impfversuche mit Pflropfbastarden. *Zeitschr. f. Bot., Festschr. f. Stahl. Jena* 1918. **11/12**. S. 418—430.
- Kraepelin, H., 1920. Die Sprengelsche „Saftmalt-Theorie“. *Biol. Zentralbl.* **40**. S. 120—141.
- Kuwada, Y., 1919. Die Chromosomenzahl von *Zea Mays*. Ein Beitrag zur Hypothese der Individualität der Chromosomen und zur Frage über die Herkunft von *Zea Mays*. *Journ. College of Sc. Tokyo*. **39**.



- Mez C. und Kirstein, K.**, 1920. Sero-diagnostische Untersuchungen über die Gruppe der Gymnospermen. Beitr. Biol. Pflz. **14**. S. 145—148.
- Neuweiler, E.**, 1919. Die Pflanzenreste aus den Pfahlbauten. Vierteljahrsschrift Nat. Ges. Zürich. **64**. S. 617—648.
- Ostenfeld, C. H.**, 1919. Kimdannelse uden befrugtning og bastarddannelse hos nogle kuroblomstrede samt disse forholds betydning for formernes konstans. Kgl. Veterinaer-og Landb. Aarsskr. S. 207—219.
- Peter, J.**, 1920. Zur Entwicklungsgeschichte einiger Calycanthaceen. Beitr. Biol. Pflz. **14**. S. 59—86. 13 Textf.
- Rosen, F.**, 1920. Über die Samen einiger Speisekürbisse. Beitr. Biol. Pflz. **14**. S. 1—18.
- Schaede, R.**, 1920. Embryologische Untersuchungen zur Stammesgeschichte I und II. Beitr. Biol. d. Pflz. **14**. S. 87—110, 111—144. 2 Tf.
- Schips, M.**, 1920. Zur Stammesgeschichte der Blütenkronblätter. Naturw. Wochenschr. N. F. **19**. S. 582—584.
- Schrödinger, R.**, 1919. Phylogenetische Ansichten über Scheiden und Stipularbildungen. Verh. zool.-bot. Ges. Wien. **69**. S. (162)—(193).
- Schulz, A.**, 1920. Getreidestudien I. Ber. dtsch. Bot. Ges. **37**. S. 528—530.
- Sinnot, E. W.**, 1918. Evidence from insular floras as to the method of evolution. Am. Naturalist. **52**. S. 269—272.
- Sirks, M. J. en Byhouwer, J.**, 1919. Onderzoekingen over de eenheid der Linneaansche soort Chrysanthemum Leucanthemum L. Genetica. **1**. S. 401—442.
- Small, J.**, 1920. The origin and development of the Compositae. New Phytologist u. London, Wesley a. S. XII u. 334 S. 12 Taf. 79 Textf.
- Snell, H.**, 1919. Die Abstammung der Kartoffel. Der Kartoffelbau. **3**. Nr. 14.
- Weatherwax, P.**, 1918. The evolution of maize. Bull. Torrey Bot. Club. **45**. S. 309—342.

#### b) Tiere.

- Adams, C. C.**, 1918. Migration as a factor in evolution: its ecological dynamics. Am. Naturalist. **52**. S. 465—490.
- Adams, C. C.**, 1919. Migration as a factor in evolution: its ecological dynamics II. Am. Naturalist. **53**. S. 55—78. 5 Textf.
- Anthony, R.**, 1920. L'exorchidie du Mesoplodon et la remontée des testicules au cours de la phylogénie des Cétacés. C. R. Ac. Sc. Paris. **170**. S. 529—531.
- Anthony, R. et Lionville, J.**, 1920. Les caractères d'adaptation du rein du Phoque de Ross (Ommatophaca Rossi Gray) aux conditions de la vie aquatique. C. R. Acad. Sc. Paris. **171**. S. 318—326.
- Becher, S.**, 1919. Flügelfärbung der Kolibris und geschlechtliche Zuchtwahl. Anatom. Hefte. **57**. S. 447—482.
- Braun, F.**, 1920. Über die Entwicklung der artlich verschiedenen Vogellieder. Die Naturwissenschaften. **8**. S. 804—808.
- Butler, A. G.**, 1918. Ancestral characters in nestling. Avicult. Mag. **9**. S. 211—213, 234—237.
- Caullery, M. and Mesnil, F.**, 1918. Dimorphisme évolutif chez les Annélides polychètes. C. R. Soc. Biol. **81**. S. 707—709.

- Cheld, C.**, 1920. Studies on the dynamics of morphogenesis and inheritance in experimental reproduction. X. Head-frequency in *Planaria*. *Journ. exp. Zool.* **30**. S. 403—418.
- Collier, W. A.**, 1920. Ein neues Verfahren zur Feststellung der Verwandtschaft im Tierreich. *Nat. Wochenschr. N. F.* **19**. S. 560—568.
- Crampton, G. C.**, 1919. The evolution of arthropods and their relatives, with special reference to insects. *Am. Naturalist.* **53**. S. 143—179.
- Dawson, J.**, 1919. An experimental study of an amiconucleate *Oxystricha*. *Journ. exper. Zool.* **29**. S. 473—507. 2 Taf.
- Dehorne, L.**, 1919. Hermaphroditisme et scissiparité. *C. G. Acad. Sc. Paris.* **169**. S. 1110—1112.
- Demoll, R.**, 1920. Zur Frage nach der Vererbung vom Soma erworbener Eigenschaften. *Arch. Entw. mech.* **46**. S. 4—11. 1 Taf. 3 Textf.
- Doncaster, L.**, 1920. The tortoiseshell Tomcat — a suggestion. *Journ. Genet.* **9**. S. 335—338.
- Duerden, J.**, Methods of Degeneration in the Ostrich. *Journ. Genet.* **9**. S. 131—193. 2 Taf. 8 Textf.
- Goldschmidt, R.**, 1917. Intersexuality and the endocrine aspect of sex. *Endocrinology.* **5**. Heft 1.
- Grinnell, J.**, 1919. The english sparrow has arrived in deathvalley: an experiment in nature. *Am. Naturalist.* **53**. S. 468—472.
- Gayer, M. F. and Smith, E. A.**, 1920. Transmission of eye-defects induced in rabbits by means of lens-sensitized fowl-serum. *Proc. Nat. Acad. Sc. Washington.* **6**. S. 134—136.
- Hammarsten, O. D.**, 1918. Beitrag zur Embryonalentwicklung der *Malacobdella Grosse* (Müll.). Uppsala (Inaug.-Dissertation). S. 1—96.
- Hanström, B.**, 1919. Zur Kenntnis des zentralen Nervensystems der Arachnoiden und Pantopoden nebst Schlußfolgerungen betreffs der Phylogenie der genannten Gruppen. Lund (Inaugural-Dissertation). S. 1—191. 66 Textf.
- Harrison, J.**, 1919. A preliminary study of the effects of Ethyl alcohol to the lepidopterous insect *Selenia bilunaria*, with reference to the offspring. *Journ. Genet.* **9**. S. 38—52.
- Huntington, G. S.**, 1920. A critique of the theories of pulmonary evolution in the mammalia. *Amer. Journ. Anatomy.* **27**. S. 99—206. 15 Textf.
- Keller, C.**, 1919. Die Stammesgeschichte unserer Haustiere. (Aus *Nat. u. Geisteswelt.* 252. Bd.) 2. Aufl. Leipzig u. Berlin, Teubner. 117 S. kl. 8°. 29 Textf.
- Küpfer, M.**, 1920. Beiträge zur Morphologie der weiblichen Geschlechtsorgane bei den Säugetieren. (Der normale Turnus in der Aus- und Rückbildung gelber Körper am Ovarium des Rindes usw.) *Denkschrift Schweiz. nat. Ges.* **56**. S. 1—128. 28 Taf. 8 Textf.
- Leigh-Sharpe, W. H.**, 1920. The comparative morphology of the secondary sexual characters of Elasmobranch fishes. 1. The claspers, clasper siphons, and clasper glands. *Journ. Morphology.* **34**. S. 245—266. 12 Textf.
- Loeb, L.**, 1920. On the reaction of tissues to synogenesio-, homoio- and heterotoxins, and on the power of tissues to discern between different degrees of family relationships. *Am. Naturalist.* **54**. S. 45—54.

- Raymond, P. E.**, 1920. Phylogeny of the Arthropoda, with special reference to the Trilobites. *Am. Naturalist.* **54**. S. 398—413.
- Reed, H. D.**, 1920. The morphology of the sound-transmitting apparatus in caudate Amphibia and its phylogenetic significance. *Journ. Morphology.* **33**. S. 325—388. 6 Taf. 18 Textf.
- Riddle, O.** with **Lawrence, J. V.**, 1916. Studies on the physiology of reproduction in birds VI. Sexual differences in the fat and phosphorous of the blood of fowls. *Am. Journ. Physiol.* **41**. S. 430—437.
- Seyster, E. W.**, 1917. The effect of temperature upon the facet number in the bare-eyed race of *Drosophila*. *Abstr. Am. Zool.* S. 14—15.
- Slonaker, J. R.**, 1920. Some morphological changes for adaptation in the mole. *Journ. Morphology.* **34**. S. 335—374.
- Söderström, A.**, 1920. Studien über die Polychätenfamilie Spionidae. Uppsala (Inaugural-Dissertation). S. 286. 4<sup>o</sup>. 1 Taf. 174 Textf.
- Stefanescu, S.**, 1919. Sur la coordination des caractères morphologiques et des mouvements des molaires des éléphants et des mastodontes. *C. R. Ac. Sc. Paris.* **168**. S. 906—908.
- Stefanescu, S.**, 1919. Sur l'application pratique des caractères de la racine des molaires des éléphants et des Mastodontes. *C. R. Acad. Sc. Paris.* **168**. S. 1329—1332.
- Steinach, E.**, 1920. Künstliche und natürliche Zwitterdrüsen und ihre analogen Wirkungen. Drei Mitteilungen. *Arch. Entwickl. mech.* **46**. S. 12—28.
- Steinach, E.** and **Kammerer, P.**, 1920. Klima und Mannbarkeit. *Arch. Entw. mech.* **46**. S. 391—458. 1 Taf. 2 Textf.
- Steiner, H.**, 1917—19. Das Problem der Diastataxie des Vogelflügels. *Jenaische Ztschr. f. Nat.* **45**. S. 221—496. 2 Taf. 49 Textf.
- Stieve, H.**, 1920. Das Skelett eines Teilzitters. *Arch. Entw. mech.* **46**. S. 38—84. 3 Taf. 1 Textf.
- Stockard and Papanicolaou**, 1919. The vaginal closure membrane, copulation and the vaginal plug in the Guinea-Pig, with consideration of the oestrous rhythm. *Publicat. Cornell Univers. New York (Department of Anatomy).* **7**. S. 222—245.
- Toldt, K. jun.**, 1919. Über Hautzeichnung bei Säugetieren infolge des Haarkleidwechsels. *Anz. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl.* Nr. **23**.
- Vallois, H. V.**, 1920. L'évolution de la musculature de l'épisome chez les Vertébrés. *C. R. Ac. Sc. Paris.* **170**. S. 407—410.
- Wasmann, E.**, 1920. Die Gastpflege der Ameisen, ihre biologischen und philosophischen Probleme. Berlin, Borntraeger. XVII u. 176 S. 2 Taf. 1 Textf.
- Whitman, C. O.**, 1919. Orthogenetic evolution in pigeons. Posthumous work edited by O. Riddle; vol. III by H. A. Carr, assisted by O. Riddle, with numerous colored plates and figures. Publ. No. 257 Carn. Inst. Washington. 3 vol. 4<sup>o</sup>.  
 vol. I: Orthogenetic evolution of pigeons. X u. 194 S. 88 Taf. 36 Fig.  
 vol. II: Inheritance, fertility and the dominance of sex and color in hybrids of wild species of pigeons. X u. 224 S. 89 Taf. 11 Fig.  
 vol. III: The behavior of pigeons. XI u. 161 S.



## c) Mensch.

- Benedict, A. L.**, 1917. Consanguinity: A method of indicating degrees of relationship in terms of blood cells. *Medical record*. **91**. S. 104—106.
- Chaine, J.**, 1920. Considérations sur l'apophyse paramastoïde de l'homme. *C. R. Ac. Sc. Paris*. **170**. S. 1014—1017.
- Harris, J. A. and Benedict**, 1918. A biometric study of human basal metabolism. *Proc. Nat. Acad. Sc.* **4**. S. 370—373.
- Horst, M.**, 1918/19. Die „natürlichen Grundstämme“ der Menschheit. Zweite erweiterte Auflage. Berlin, O. Mathe. 6 Bild-Taf.
- Pearl, R.**, 1920. Certain evolutionary aspects of human mortality rates. *Am. Nat.* **54**. S. 5—44.
- Steinach, E.**, 1920. Histologische Beschaffenheit der Keimdrüse bei homo-sexuellen Männern. *Arch. Entw. mech.* **46**. S. 29—37.
- Virchow, H.**, 1917. Der Taubacher Zahn des prähistorischen Museums der Universität Jena. **9**. S. 1—17. 1 Taf. 1 Textf.

## IV. Arbeiten über die cytologische Basis der Vererbungserscheinungen.

## a) Pflanzen.

- Afzelius, K.**, 1920. Einige Beobachtungen über die Samenentwicklung der Aponogetonaceae. *Svensk bot. Tidskrift*. **14**. S. 168—175. 2 Textf.
- Allen, C. E.**, 1919. The basis of sex inheritance in *Sphaerocarpus*. *Proc. Amer. Phil. Soc.* **58**. S. 289—316.
- Becker, K. E.**, 1920. Untersuchungen über die Ursache der Sterilität bei einigen Prunaceen. Inaug.-Diss. Halle. 43 S. 1 Taf.
- Boedijn, K.**, 1920. Die Chromosomen von *Oenothera Lamarckiana*. mut. simplex. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs.* **24**. S. 71—76. 1 Taf.
- Burgeff, H.**, 1920. Über den Parasitismus des *Chaetocladium* und die heterocaryotische Natur der von ihm auf Mucorineen erzeugten Gallen. *Zeitschr. f. Botanik*. **12**. S. 1—35.
- Dahlgren, K. V. O.**, 1920. Zur Embryologie der Kompositen mit besonderer Berücksichtigung der Endospermibildung. *Zeitschr. f. Botanik*. **9**. S. 481 bis 515.
- Ekstrand, H.**, 1920. Über die Mikrosporenbildung von *Isoetes Echinosporum*. *Svensk bot. Tidskrift*. **14**. S. 312—318. 2 Textf.
- Florin, R.**, 1920. Zur Kenntnis der Fertilität und partiellen Sterilität der Apfel- und Birnensorten. *Acta Horti Bergiani*. **7**. S. 1—39.
- Gates, R. R.**, 1920. A preliminary account of the meiotic phenomena in the pollen mother-cells and tapetum of lettuce (*Lactuca sativa*). *Proc. Royal Soc. B.* **91**. S. 216—223.
- Harvey, E. B.**, 1920. A review of the chromosome numbers in the Metazoa II. *Journ. Morphology*. **34**. S. 1—68.
- Ishikawa, M.**, 1918. Studies on the embryo sac and fertilization in *Oenothera*. *Ann. Bot.* **32**. S. 279—317.

- Kuwada, Y.**, 1919. Die Chromosomenzahl von *Zea Mays*. Ein Beitrag zur Hypothese der Individualität der Chromosomen und zur Frage über die Herkunft von *Zea Mays*. Journ. of the college of science, Tokyo. **39**.
- Peter, J.**, 1920. Zur Entwicklungsgeschichte einiger Calycanthaceen. Beitr. Biol. Pflz. **14**. S. 59—86. 13 Fig.
- Romell, L. G.**, 1919. Notes on the Embryology of *Salsola Kali* L. Svensk bot. Tidskrift. **13**. S. 212—214. 1 Textf.
- Rosenberg, O.**, 1920. Weitere Untersuchungen über die Chromosomenverhältnisse in *Crepis*. Svensk bot. Tidskrift. **14**. S. 319—325. 5 Textf.
- Sakamura, T.**, 1920. Experimentelle Studien über die Zell- und Kernteilung mit besonderer Rücksicht auf Form, Größe und Zahl der Chromosomen. Journ. of the college of science Tokyo. **39**.
- Täckholm, G.**, 1920. On the cytology of the genus *Rosa*. Svensk bot. Tidskrift. **14**. S. 300—311. 3 Textf.

### b) Tiere.

- Carroll, M.**, 1920. An extra dyad and an extra tetrad in the spermatogenesis of *Camnula pellucida* (Orthoptera); numerical variations in the chromosome complex within the individual. Journ. Morphology. **34**. S. 375 bis 426. 15 Taf.
- Goldschmidt, R.**, 1920. Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung. Berlin, Borntraeger. 250 S. 113 Textf.
- Gutherz, S.**, 1920. Das Heterochromosomenproblem bei den Vertebraten. I. Mittl. Arch. f. mikr. Anat. **94**. Festschr. f. Hertwig.
- Hance, R. T.**, 1917. Studies on a race of *Paramecium* possessing extra contractile vacuoles. 1. An account of the morphology, physiology, genetics and cytology of this new race. Journ. exp. Zool. **23**.
- Hertwig, G.**, 1920. Das Schicksal des väterlichen Chromatins im Kreuzungsexperiment. - Arch. mikr. Anatomie, Festschr. f. Hertwig. S. 288—302. 1 Textf.
- Hertwig, P.**, 1920. Haploide und diploide Parthenogenese. Biol. Centralbl. **40**. S. 145—174.
- Hertwig, G. und P.**, 1920. Triploide Froschlärven. Arch. mikr. Anatomie, Festschr. f. Hertwig. S. 34—54. 1 Taf.
- Hovasse, R.**, 1920. Le nombre des chromosomes chez les têtards parthénogénétiques de grenouille. C. R. Ac. Sc. Paris. **170**. S. 1211—1214.
- Laughlin, H. H.**, 1919. The relations between the number of chromosomes of a species and the rate of elimination of mongrel blood by the pure sire method. Proc. Soc. Exp. Biol. a. Med. **16**. S. 132—134.
- Levy, F.**, 1920. Die Kernverhältnisse bei parthenogenetischen Fröschen. Sitzungsber. preuß. Akad. Wiss. S. 417—425.
- Meek, C. F. U.**, 1920. A further study of chromosome dimensions. Proc. R. Soc. London B. **91**. S. 157—165.
- Metz, C. W.**, 1929. The arrangement of genes in *Drosophila virilis*. Proc. Nat. Acad. Sc. Washington. **6**. S. 162—164.
- Nonidez, J. F.**, 1920. The meiotic phenomena in the spermatogenesis of *Blaps*, with special reference to the X-complex. Journ. Morphology. **34**. S. 69—118. 86 Textf.

- Poll, H.**, 1920. Pfaumischlinge (Mischlingsstudien VIII). Arch. mikr. Anatomie, Festschr. f. Hertwig. S. 365—458. 5 Taf. 5 Textf.
- Schrader, F.**, 1920. Sex determination in the white fly (*Trialeurodes vaporariorum*). Journ. Morphology. **34**. S. 267—306. 4 Taf.

## V. Angewandte Vererbungslehre in Züchtung, Sociologie und Medizin.

### a) Pflanzen.

- Aumüller, F.**, 1919. Mutation und Feinheitsgrad der Spelzen bei zweizeiliger Gerste. Ill. landw. Ztg. S. 430—431. 2 Textf.
- Aumüller, F.**, 1920. Mutation und Grannenbeschaffenheit bei zweizeiliger Gerste. Deutsch. Landw. Presse. S. 326.
- Becker, J.**, 1919. Beiträge zur Züchtung der Kohlgewächse. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. **7**. S. 91—99.
- Broili, J.**, 1920. *Solanum edinense* Berthault, ein für die Landwirtschaft wertvoller Kartoffelbastard. Deutsch. Landw. Presse. S. 359.
- Caron-Eldingen, v.**, 1920. Die Erfolge der Verwandtschafts- und Inzucht bei den Eldinger Weizen-Züchtungen. Deutsch. Landw. Presse. **47**. S. 390.
- Cohen Stuart, C. P.**, 1919. A Basis for tea-selection. Bull. Jard. Bot. Buitenzorg 3. Série fasc. 4. 128 S.
- Cohen Stuart, C. P.**, 1920. Die Züchtung der Teepflanze. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. **7**. S. 157. 8 Textf.
- Edin, H.**, 1919. En studie över variabilitetsförhållandena vid försök med extremt långsträckta („lineära“) parceller. Nordisk Jordbrugsforskning. S. 163—175.
- Frölich, G.**, 1919. Die Beeinflussung der Kornschwere durch Auslese bei der Züchtung der Ackerbohne. Friedrichswerther Monatsberichte. **9**. S. 7—8, 17—20.
- Frölich, G.**, 1919. Die Umzüchtung von Wintergetreide in Sommergetreide. Friedrichswerther Monatsberichte. **9**. S. 27—30.
- Fruwirth, C.**, 1919. Die gegenwärtige Organisation der Pflanzenzüchtung in Deutschland und in Österreich-Ungarn. Nachr. D. L. G. Österreich. S. 35—39.
- Fruwirth, C.**, 1920. Beiträge zu den Grundlagen der Züchtung einiger landwirtschaftlicher Kulturpflanzen. V. Gräser. (Zweite Mitteilung.) Naturwissenschaftliche Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtschaft. **7**. Heft. S. 169.
- Hammarlund, C.**, 1920. Förrädligen av grönsaksväxter sid Weibullsholms Växtförrädlingsanstalt. W. Weibulls illustrerade årsbok. S. 34—46. 7 Tertf.
- Hayes, H. K.**, 1918. Normal self-fertilization in corn. Journ. Amer. Soc. Agron. **10**. S. 123—126.
- Heribert-Nilsson, N.**, 1920. En försök med urval inom pedigreesorter av havre. Weibulls Fortunahavre. W. Weibulls illustrerade årsbok. S. 30—33.
- Jones, S. R.**, 1919. Disease resistance in cabbage. Proc. Nat. Acad. Sc. **4**. S. 42—46.



- Kristensson, R. K.**, 1920. Giver smaa eller store Afgrøder de nøjagtigste Forsøgsresultater? Tidsskrift for Planteavl. **27**. S. 176.
- Mitscherlich, E. A.**, 1919/20. Kartoffelversuche 1919. Georgine, Land- u. forstw. Ztg. 1919. Nr. 95—98; 1920. Nr. 5—6.
- Oakley, R. and Garver, S.**, 1917. Medicago falcata. U. S. Dep. Agr. Bur. Plant Industry Bull. No. 428.
- Raum, J.**, 1920. Zur Kenntnis des italienischen Raygrases unter besonderer Berücksichtigung seiner Züchtung. Fühlings Landw. Ztg. Heft 1/2. S. 28.
- Raum, J.**, 1920. Beiträge zur Praxis der Grassamenzüchtung und des Grassamenbaues. Illustr. landw. Ztg. Heft 7/8. S. 25.
- Ravn, F. K.**, 1919. Planteavlsforsøg i Danmark, deres Organisation og Opgaver. Sveriges Utsädesförenings tidskrift. **29**. S. 126—134.
- Snell, K.**, 1919. Farbenänderung der Kartoffelblüte und Saatenanerkennung. Der Kartoffelbau. 3 S.
- Tornau, 1919.** Einige Mitteilungen über Variabilitätsverhältnisse in einem konstanten Weizenstamm. Journ. f. Landw. **67**. S. 111—149.
- Tschermack, E. v.**, 1920. Über Züchtung landwirtschaftlich und gärtnerisch wichtiger Hülsenfruchter. Arb. dtsh. Landw. Ges. Österreich. S. 80—106.
- Tschermack, E. v.**, 1918. Über Gemüse- und Blumensamenzüchtung, Vortr. Ver. Verbreit. naturw. Kenntnisse Wien. **38**. Heft 10. 21 S. kl. 8°.
- Urban, J.**, 1919. Hochpolarisierende Rübe und ihre Nachkommenschaft. Zeitschr. f. Zuckerindustrie Böhmen. **42**. S. 387—391.
- Zade, A.**, 1920. Das Knaulgras (*Dactylis glomerata* L.). Arb. dtsh. Landw. Ges. Heft 305. S. 69.
- Ziegler, Dr. A.**, München, 1920. Variationen in der Form der Basalborste. Mißbildungen und Abänderungen am Typus und deren Vererbung. Illustr. landw. Ztg. Heft 51/52. S. 237—238.

## b) Tiere.

- Adametz, Leop.**, Prof. Dr., 1920. Zur Vererbung der Wollcharaktere. Dtsch. Landw. Presse. S. 81.
- Anonymus.** 1918. Improvement and conservation of farm poultry. Kansas Stat. Rep. S. 43—45.
- Blakeslee, A. F., Harris, J. A., Warner, D. E. and Kirkpatrick, W. F.**, 1917. Pigmentation and other criteria for the selection of laying hens. Bull. Storrs Agr. Exp. St. Nr. 92.
- Cole, F. J.**, 1918. The application of genetics to breeding problems. School Sc. Math. **18**. S. 447—454.
- Pearl, R.**, 1920. A contribution of genetics to the practical breeding of dairy cattle. Proc. Nat. Ac. Sc. Washington. **6**. S. 225—233.
- Peters, J.**, 1920. Vererbungsstudien auf dem Gebiete der Rinderzucht. 52. Flugschr. dtsh. Ges. Züchtungskunde. 39 S. 12 Textf.
- Pitt, Fr.**, 1920. Notes on the inheritance of colour and markings in pedigree Hereford cattle. Journ. Genetics. **9**. S. 281—302. 4 Taf.
- Roberts, E.**, 1918. Correlation between the percentage of fat in cow's milk and the yield. Journ. Agric. Research. **14**. S. 67—96. 2 Textf.

## c) Mensch.

- Almqvist, E., 1917. Socialt arbete och biologiens lagar. Hygienisk Tidskrift. **10**. S. 35—69.
- Almqvist, E., 1917. Om svenska rasens bestånd. Synpunkter-Riktlinjer. Hygienisk Tidskrift. **10**. S. 172—189.
- Benders, A. M., 1920. Het percentage der verwantenhuwelyken. Genetica. **2**. S. 51—53.
- Cole, L. J., 1919. An early family history of color blindness. Journ. heredity. **10**. S. 372—374.
- Dahl, F., 1920. Der sozialdemokratische Staat im Lichte der Darwin-Weismannschen Lehre. Jena. Fischer. 42 S. 8°. 6 Textf.
- (Davenport, C. B.) Anonym. 1916. Brief studies in heredity (unsigned). Eugenical News. **1**. S. 13, 21, 29, 37, 45, 53, 61.
- (Davenport, C. B.) Anonym. 1918. Brief studies in heredity (unsigned). Eugenical News. **2**. S. 77, 85, 93. **3**. S. 1, 2, 3, 9—11, 17—19, 25, 26, 33—35, 41—43, 49—51, 57, 67, 73.
- (Davenport, C. B.) Anonym. 1919. Brief studies in heredity (unsigned). Eugenical News. **3**. S. 74, 81, 82, 89.
- (Davenport, C. B.) Anonym. 1919. Brief studies in heredity (unsigned). Eugenical News. **4**. S. 1, 9, 17, 18, 29, 30, 37, 54, 61.
- Davenport, C. B., 1919. Eugenics in relation to medicine. Oxford Loos Leaf Med.
- Davenport, C. B., 1919. The genetical factor in dental research. Journ. Dent. Research. **1**. S. 9—11.
- Davenport, C. B., 1920. Defects found in drafted men. Scientific Monthly. S. 1—25, 125—141. 28 Textf.
- Estabrook, A. H., 1916. The Jukes in 1915. Carn. Inst. Washington Publ. No. 240. 85 S. 4°. 28 Tabellen. 18 Taf.
- Finlayson, A. W., 1916. The Dack-Family. Eugenics Rec. Off. Bull. No. 15. 42 S. 1 Taf.
- Gini, C., 1920. La coscrizione militare del punto di vista eugenico. Metron. **1**. S. 83—112.
- Gonser, J., 1917. Rassenhygiene. Die Alkoholfrage. **13**. Heft 4.
- Henning, E., 1920. Åtgärder mot sot hos havre och korn. Centralanstalten för Jordbruksförsök. Flygblad No. 72. 4 S.
- Hoffmann, H., 1920. Inzuchtergebnisse in der Naturwissenschaft und ihre Anwendung auf das manisch-depressive Irresein. Zeitschrift für die gesamte Neurologie und Psychiatrie. **75**. S. 92—100.
- Key, W. E., 1917. Heredity in mental defectives. Program 30<sup>th</sup> semi annual meeting Assoc. Trustees a. Superint. State Hospitals Pennsylvania.
- (Key, W. E.) Anonym. 1919. Brief studies in eugenics (unsigned). Eugenical News. **3**. S. 78, 79, 86, 87, 90.
- (Key, W. E.) Anonym. 1919. Brief studies in eugenics (unsigned). Eugenical News. **4**. S. 10, 19, 31, 47, 57, 60, 62, 67, 70, 75.
- Kohn, E., 1920. Konstitution. Erbbiologie und Psychiatrie. Zeitschrift für die gesamte Neurologie und Psychiatrie. **75**. S. 280—311.

- Laughlin, H. H.**, 1919. Population schedule for the census of 1920. *Journ. Heredity*. **10**. No. 5.
- Laughlin, H. H.**, 1919. The relations of eugenics to other sciences. *Eugenics Review London*. **11**. No. 2.
- (**Laughlin, H. H.**) Anonym, 1919. Brief reviews and studies (unsigned). *Eugenical News*. **3**. S. 54, 62, 65, 72, 91.
- (**Laughlin, H. H.**) Anonym, 1919. Brief reviews and studies (unsigned). *Eugenical News*. **4**. S. 21, 32, 40, 41, 46, 47, 50.
- Lebius, F.**, 1916. Familienforschung (Lebiusregistratur). Leipzig. L. Degener.
- Love, A. G. and Davenport, C. B.**, 1919. A comparison of white and colored troops in respect to incidence of disease. *Prot. Nat. Acad. Sc.* **5**. S. 58—67.
- Lundborg, H.**, 1920. Rassen- und Gesellschaftsprobleme in genetischer und medizinischer Beleuchtung. *Hereditas*. **1**. S. 135—177.
- Mjoën, A.**, 1914. Racebiologie og forplantningshygiene. Foredrag i Medicinforen. Kristiania 1906. 265 S. Med 42 grafiske tabeller, slegtstavler og illustr.
- Ploetz, A.** Sozialanthropologie. Kultur der Gegenwart III. **5**. S. 577—647.
- Popenoe, P. and Johnson, R. H.**, 1918. Applied eugenics. New York Macmillan Co. V u. 459 S. 46 Textf.
- Putnam, E.**, 1918. Tracing your ancestors. *Journ. Heredity*. **9**. S. 8—14.
- Schallmeyer, W.**, 1920. Brauchen wir eine Rassehygiene. Leipzig. Reptoirenverlag.
- Schmidt, B.**, 1920. Ostpreußisches Leistungsvieh in der Tilsiter Niederung. 49. Flugschr. Dtsch. Ges. Züchtungskunde. 110 S.
- Westenhöfer, 1920.** Die Aufgaben der Rassenhygiene (des Nachkommen-schutzes) im neuen Deutschland. Veröff. aus dem Gebiet der Medizinal-verwaltung. **10**. S. 79—116.

## Paläontologische Literatur.

### 1. Allgemeines.

- Cossmann, M.**, 1912, 1915, 1918. Essais de paléoconchologie comparée. Paris. 9. Liefg. 215 S. 10 Taf. 18 Textf. 10. Liefg. 292 S. 12 Taf. 63 Textf. 11. Liefg. 388 S. 11 Taf. 127 Textf.
- Cottreau, Groth, J., Jodot, P., Lecointre, G. u. Lemoine, P.**, 1916. Méthodes nouvelles de détermination en Paléontologie. C. R. Somm. séances Soc. géol. France. S. 31—33.
- Davies, A. M.**, 1920. An Introduction to Palaeontology. London. 8°. Mit zahlr. Abb.
- Hawkins, H. L.**, 1920. Invertebrate Palaeontology and Introduction to the Study of Fossils. London. 8°. 16 Textf.



- Kormos, Theod.**, 1914. Die phylogenetische und zoogeographische Bedeutung präglazialer Faunen. Verh. k. k. zool. bot. Ges. Wien. **64**.
- Landerer, J.**, 1919. Geologia y Paleontologia. 3. ed. Barcelona. 351 S. 208 Textf.
- Larger, R.**, 1917. Théorie de la Contre-Evolution ou Dégénérescence par l'Hérédité pathologique. Paris. Felix Alcan.
- Lull, R. Sw.**, 1917. Organic evolution. The Mac Millan Company. New York. 729 S. 30 Taf. 253 Textf.
- Macfarlane, J. M.**, 1918. The causes and course of organic evolution. New York. 8<sup>o</sup>.
- Osborn, H. F.**, 1917. Heritage and Habitus. „Science“ N. S. **45**, S. 660—661.
- Procháska, J. Sv.**, 1920. Etwas über sogenannte phytopalaeontologische Vergleichsherbarien. Herbarium Leipzig Nr. **51**.
- Ruedemann, R.**, 1916. The paleontology of arrested evolution. New York State Museum. Albany.
- Tejervary, G. J. de**, 1919. Notes de nomenclature paléozoologique. Bull. Soc. vaudoise. Sc. nat. 52. No. 195.
- Woods, H.**, 1919. Palaeontology (Invertebrate). 5. Aufl. Cambridge University Press. 411 S. 173 Textf.

## 2. Faunen.

- Berry, E. W.**, 1917. Geologic History indicated by the fossiliferous deposits of the Wilcox-group (Eocene) at Meridian (Mississippi). U. S. Geol. Surv. Prof. paper **108**. E. S. 61—72. Taf. 24—26.
- Bolton, H.**, 1915. The fauna and stratigraphy of the Kent Coalfield. Trans. Instit. of Mining Engin. London. **49**. S. 643—702, Taf. 7—9.
- Bongo, F.**, 1914. I fossili tortoniani del Rio di Bocca d'Asino presso Stazzano (Serravalle Scrivia). Boll. soc. geol. ital. **33**. S. 395—484. Taf. 7.
- Branson, E. B.**, 1918. Geology of Missouri. The Univ. of Miss. Bull. Columbia. **9**. 172 S. 5 Fossiltaf.
- Branson, G. B. u. Greger, D. K.**, 1918. Amsden Formation of the east slope of the Wind River Mountains of Wyoming and its fauna. Bull. Geol. Soc. Amer. **29**. S. 309—326. Taf. 18—19.
- de Brun, P., Châtelet, C., Cossmann, M.**, 1916. Le Barrémien supérieur à faciès urgonien de Brourzet-les-Alais. Mém. Soc. géol. Fr.-Paliont. **21**. Fasc. 51. 56 S. 5 Taf.
- de Brun, P. u. Vedel, L.**, 1919. Etude géologique et paléontologique des environs de Saint-Ambroise (Gard). Bull. Soc. Et. Sc. nat. Nimes. 1909—18. **37—41**. 120 S. 3 Taf. 16 Textf.
- Brown, A. P. u. Pilsbry, H. A.**, 1914. Fresh-Water Mollusks of the Oligocene of Antigua. Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia. S. 209—213. Taf. 9.
- Bukowski, G. von**, 1919. Beitrag zur Kenntnis der Conchylienfauna des marinen Aquitanien von Davas in Karien (Kleinasien). 2. Teil. Sitzber. math. naturw. Kl. Akad. d. Wiss. Wien. **128**. S. 95—114. 1 Taf.

- Butler, G. W.**, 1920. A fauna from the Lower Chalk, Reigate. *Geol. Mag. (V)*. **57**. S. 269—270.
- Chapman, F.** On the occurrence of Fishes remains and a *Lingula* in the Grampians, Western Victoria. *Rec. Geol. Surv. Vict. Melbourne*. **4**. S. 83—104. Taf. 5—7.
- Chapman, Fred.**, 1914. Notes on testacea from the Pleistocene Marl of Mowbray Swamp. Northwest Tasmania. *Mem. nat. Mus. Melbourne* no. **5**. S. 55—61. 1 Taf.
- Chapman, Fred.**, 1914. Australasian fossils, a student's manual of Palaeontology. Melbourne, Sydney, Adelaide, Brisbane. London. 341 S. 1 Taf. 150 Textf.
- Chapman, Fred.**, 1918. New or little-known Victorian fossils in the National Museum. *Roy. Soc. Victoria, Melbourne*. **31**. S. 388—393. 2 Taf.
- Clark, B. L.**, 1915. Faune of the San Pablo Group of Middle California. *Univ. Calif. publ. Bull. depart. Geol.* **8**. S. 385—572. Taf. 42—71.
- Clark, B. L.**, 1918. The San Lorenzo Series of Middle California, a stratigraphic and palaeontologic Study of the San Lorenzo Oligocene Series of the general region of Mount Diablo, California. *Univ. of Calif. publ. Bull. dep. Geol. Berkeley*. **11**. S. 45—234. Taf. 3—24. 4 Textf.
- Clarke, J. M.**, 1913. Fosséis devonianos do Paraná. *Serv. geol. e mineral. do Brasil. Monographias*. **1**. 353 S. 27 Taf. *Zahlr. Textf.* (Portug. u. Englisch).
- Cossmann, M. u. Peyrot**, 1914. *Conchologie néogénique de l'Aquitaine* (I. II. livr. II. et suppl.). *Actes Soc. linn. Bordeaux*. **68**. S. 205—496. Taf. 11—26.
- Cossmann, M.**, 1916. Étude complémentaire sur le Charmouthien de la Vendée. *Bull. Soc. Geol. Norm. Le Havre*. **33**. S. 23—69. Taf. 3—8.
- Cossmann, M.**, 1918. Les coquilles des calcaires d'Orgon. *Bull. Soc. géol. France* (4). **16**. S. 356—431. Taf. 10—17. 35 Textf.
- Cowper Reed, F. R.**, 1920. Notes on the fauna of the Lower Devonian beds of Torquay. Part. I *Geol. Mag.* **7**. S. 299—306. Taf. 4.
- Dahms, P.**, 1915. Einschlüsse im Bernstein. **38**. *Ber. Westpr. Bot.-Zool. Ver. Danzig*. S. 55—68.
- Dall, W. H.**, 1916. A contribution to the Invertebrate fauna of the Oligocene beds of Flint River, Georgia. *Proc. U. S. nat. Mus. Wash.* **51**. S. 487—524. Taf. 83—83.
- Dall, W. H.**, 1916. Note on the Oligocene of Tampa, Florida, the Panama canal Zone, and the Antillian region. — Remarks on Dr. Dall's paper, by R. B. Newton. *Proc. Mal. Soc. London*. **12**. S. 38—40.
- Dickerson, R. E.**, 1914. Fauna of the Martinez Eocene of California. *Univ. of Calif. Bull. Geol. Berkeley*. **8**. S. 61—180. Taf. 6—18.
- Dickerson, R. E.**, 1916. Stratigraphie and Fauna of the Tejon Eocene of California. *Univ. Calif. publ. Bull. dep. Geol. Berkeley*. **9**. S. 360 bis 524. Taf. 36—96.
- Diener, C.**, 1915. The Anthracolitic faunae of Kashmir, Kanaur and Spiti. *Mém. Géol. surv. Pal. indica Calcutta*. **5**. *Mém. No. 2*. 134 S. 11 Taf.

- Dollfus, G. F.**, 1916. Etude sur la Molasse de Armagnac. Bull. Soc. géol. France (4). **15**. S. 335—402, Taf. 5—6, 7 Textf.
- Dollfus, G. F.**, 1918. L'Oligocène supérieur marin dans le Bassin de l'Adour. Bull. Soc. géol. France (4). **17**. S. 88—101. Taf. 8.
- Dollfus, G. F. u. Marty**, 1918. Découverte d'un gisement fossilifère dans le Cantal. C. R. A. C. Sc. Paris. **167**. S. 534.
- Douvillé, M. H.**, 1917. Les terrains secondaires dans le massif du Moghera, à l'Est de l'Isthme de Suez. Paléontologie. Mém. Acad. Sc. Paris. **54**. 184 S. 21 Taf. 50 Textf.
- Douvillé, M. H.** Le Crétacé et l'Éocène du Tibet central. Palaeontol. indica. Calcutta, n. ser. **5**. Mem. 3. 52 S. Taf. 1—16.
- Dowling, D. B.**, 1917. The Southern Plains of Alberta. Geol. Survey. Ottawa Mem. **93**. 200 S. 35 Taf., davon 21 Fossiltaf.
- English, W. A.**, 1914. The Fernando group near New Hall. Univ. of Calif. Publ. Berkeley. **8**. S. 203—218. Taf. 23.
- Fabiani, R.**, 1915. Sul Miocene delle Colline di Verona. Atti Accad. Scient. Veneto-Trent.-Istr. **7**. S. 282—287. 1 Taf.
- Favre, J.**, 1914. Catalogue illustré de la collection Lamarek. 3 livr. Muséum de Genève. 22 Taf.
- Fortin, R.**, 1914. Notes de géologie normande: XIII. A propos de fossiles du Cénomanién de Rouen. Bull. Soc. Amis. Sc. natur. Rouen. S. 113 bis 115.
- Girty, G. H.**, Faune of the co-called Boone chert near Batesville, Arkansas. — Faunas of the Boone Limestone at, St. Joe, Arkansas. U. S. Geol. Surv. Bull. Wash. Nr. **595**. 40 S. 2 Taf. Nr. **598**. 50 S. 3 Taf.
- Gortani, M.**, 1915. Contribuzioni allo studio del Paleozoico Carnico. — V. Fossili eodevonici de la base del Capolago. Palaeontogr. ital. Pisa. **21**. S. 117—188, Taf. 14—16.
- Greco, B.**, 1915. Il Sinemuriano nel deserto Arabico settentrionale. Boll. soc. geol. ital. **34**. S. 505—526. Taf. 20.
- Guébbard, A., Lambert, J. u. Repelin, J.**, 1918. Sur un gisement de fossiles albiens à la Lubi, commune de Mons (Var). Notes provençales St. Vallier-de-Thiery. No. **6**. 12 S. 2 Taf.
- Hall, E. B. u. Ambrose, A. W.**, 1916. Description of new species from the Cretaceous and Tertiary of the Tesla, Pleasanton, San Jose, and Mt. Hamilton, Quadrangles. California. The Nautilus, Boston. **30**. S. 77 bis 83.
- Harmer, F. W.**, 1914. The pliocene Mollusca of Great Britain. Palaeontogr. Soc. London. T. I. S. 1—200. Taf. 1—24.
- Hernandez-Pacheco, Ed.**, 1915. Geologia y Paleontologia del Mioceno de Palencia. (m. franz. Res.) Mém. Mus. Nac. de Ciencias natur. Madrid. No. **5**. 295 S. 62 Taf.
- Kindle, E. M.** Notes on the geology and palaeontology of the Lower Saskatchewan River Valley. Mus. Bull. Ottawa. No. **21**. 17 S. 4 Taf.
- Kormos, Theod.**, 1916. Die präglazialen Bildungen des Villányer Gebirges und ihre Fauna. Jahresber. d. Kgl. ungar. geol. Reichsanst. für 1916. S. 448—466. 5 Textf.



- Iluega, F. G.**, 1919. El mioceno marino de Muro (Mallorca). Trab. Mus. nac. Cienc. nat. Madrid. ser. geol. **25**. 14 S. 17 Taf.
- Los Angeles County Museum**, 1918. Notes on the Pleistocene fossils obtained from Rancho la Brea Asphalt Pits. Los Angeles County Museum of History, Science and Art, Department of Natural Sci, Miscell. Public. **2**. 35 S. 22 Textf.
- Lüthy, J.**, 1918. Beitrag zur Geologie und Paläontologie von Peru. Abb. Schweiz. paläont. Ges. **43**. 87 S. 5 Taf. 29 Textf.
- Lull, R. Sw.**, 1915. Triassic life of the Connecticut Valley. State Geol. and Nat. Hist. Survey Hartford Bull. **24**.
- Mc Learn, F. H.**, 1918. The Silurian Arisaig series of Arisaig, Nova Scotia. Amer. Journ. Sc. Newhaven. **45**. S. 128—140.
- Mansuy, H.**, 1913. Nouvelle contribution à la Paléontologie de l'Indo-Chine. I. Contribution à l'étude des faunas paléozoïques et triassique du Tonkin. II. Faune du Carboniférien inférieur du Tranninh. III. Sur la présence du Genre Pomarangia Diener, du Trias de l'Himalaya, dans le Trias du Tonkin. Mém. Serv. géol. Indo-Chine, Hanoï. **2**. Fasc. 5. 40 S. 5 Taf.
- Mansuy, H.**, 1914. Etude des faunes paléozoïques et mésozoïques du Tonkin. V. Gisement liasique des schistes de Trian (Cochinchine). Mém. Serv. géol. Indo-Chine, Hanoï-Haïphong. **3**. S. 37—93. Taf. 5—10.
- Mansuy, H.**, 1914. Faunes des calcaires à Productus de l'Indo-Chine, 2. série. Mém. Serv. géol. Indo-Chine, Hanoï-Haïphong. **3**. 59 S. Taf. 7.
- Mansuy, H.**, 1914. I. Nouvelle contribution à la Paléontologie du Yunnan. II. Description d'espèces nouvelles des terrains paléozoïques et triassiques du Tonkin. III. Contribution à la Paléontologie du Laos. Mém. serv. géol. Indo-Chine, Hanoï-Haïphong. **3**. S. 1—34. Taf. 1—4.
- Mansuy, H.**, 1915. Contribution à l'étude des faunes de l'Ordovicien et du Gothlandien du Tonkin. Mém. Serv. géol. Indo-Chine, Hanoï-Haïphong. **4**. 22 S. 3 Taf.
- Mansuy, H.**, 1915. Faunes cambriennes du Haut-Tonkin. Mém. Serv. géol. Indo-Chine, Hanoï-Haïphong. **4**. 35 S. 3 Taf.
- Mansuy, H.**, 1916. Faunes cambriennes de l'Extrême-Orient méridional. Mém. Serv. géol. Indo-Chine, Hanoï-Haïphong. **5**. 48 S. 7 Taf.
- Mansuy, H.**, 1916. Faunes paléozoïques du Tonkin septentrional. — Nouvelle contribution à l'étude des faunes des calcaires à Productus de l'Indo-Chine. — Etude complémentaire des faunes paléozoïques et triassiques dans l'Est du Tonkin. Mém. Serv. géol. Indo-Chine, Hanoï-Haïphong. **5**. 71 S. 8 Taf.
- Marshall**, 1915. Cainozoic Fossils from Oamaru. Trans. N. Zeal. Inst. Wellington. **47**. S. 377—387.
- Martin, B.**, 1914. Descriptions of new species of fossil Mollusca from the later marine Neocene of California. Bull. Depart. of Geol. Berkeley. **8**. S. 181—202. Taf. 19—22.
- Martin, K.**, 1919. Unsere paläo-zoologische Kenntnis von Java, mit einleitenden Bemerkungen über die Geologie der Insel. Leiden. 163 S.

- Maury, C. J.**, 1917. Santa Domingo type sections and fossils. Bull. Amer. Pal. Ithaca. **5**. Nr. 29. 251 S. 39 Taf.
- Moody, Cl. L.**, 1916. Fauna of the Fernando of Los Angeles. Bull. Univ. Calif. Dep. Geol. Berkeley.
- Morgan, J. de**, 1915—16. Observations sur la stratigraphie et la paléontologie du Falunien de la Touraine. Bull. Soc. géol. France (4). **15**. S. 217—241, 260—273. **16**. S. 21—49. Mit Textf.
- Morgan, P. G.**, 1916. Records of unconformities from late Cretaceous to early Miocene in New Zealand. Trans. N. Z. Inst. Wellington. **48**. 18 S.
- Newton, R. B.**, 1915. On the conchological features on the Lenham sandstones of Kent and their stratigraphical importance. Journ. of Conch. Manchester. S. 56—146. Taf. 1—4.
- Newton, R. B.**, 1915. On some molluscan remains from the Opal deposits (upper Cretaceous). Proc. malac. Soc. London. **11**. S. 217—234. Taf. 6.
- Newton, R. B.**, 1916. Notes on some organic Limestones collected by the Wollaston Expedition in Dutch New-Guinea. Reports coll. made Brit. Ornithol. London. **2**. 20 S. 1 Taf.
- Newton, R. B.**, 1916. On some cretaceous Brachiopoda and Mollusca from Angola, Portuguese West Africa. Trans. R. S. of Edinburgh. **51**. S. 561—580. 2 Taf.
- Nomland, J. O.**, 1916. Fauna from the lower Pliocene at Jacalitos Creek and Waltham Canyon, Fresno county, California. Univ. Calif. publ. Bull. Dep. Geol. Berkeley. **9**. S. 199—214. Taf. 9—11.
- Nomland, J. O.**, 1916. Relation on the invertebrate to the vertebrate faunal zones of the Jacalitos and Etchegoin formations in the north Coalinga region, California. Univ. Calif. publ. Bull. Depart. Geol. Berkeley. **9**. S. 77—88. Taf. 7.
- Nomland, J. O.**, 1917. The Etchegoin Pliocene of middle California. Univ. Californ. Publ. Bull. Dep. Geol. **10**. S. 191—254. Taf. 6—12. 2 Textf.
- Olsson, A.**, 1914. New and interesting neocene fossil from the Atlantic coastal plain. Bull. Amer. Pal. Ithaca (N.-Y.). **5**. Nr. 24. 34 S. Taf. 8—12.
- Olsson, A.**, 1916. New Miocene fossils. Bull. Amer. Pal. Ithaca (N.-Y. J). Nr. **27**. 31 S. 3 Taf.
- Oppenheim, P.**, 1920. Über Neogen am Golfe von Orfana im südöstlichen Mazedonien. Centralbl. f. Min. usw. S. 9—14. 1 Textf.
- Parona, C. F.**, 1917. Faune cretacicche del Caracorum e degli Altipiani tibetani (Spedizione italiana nell'Asia centrale, 1913—1914). Reale Acc. Lincei Rom. **26**. Ser. 5. 2. sem. S. 53—57.
- Petitclerc, P.**, 1915. Essai sur la faune du Callovien du département des Deux-Sèvres et, plus spécialement de celle des environs de Niort. Vesoul. Teil I. 151 S. Teil II. Atlas mit 14 Taf.
- Pruvost, P.**, 1914. La faune continentale du terrain houiller du nord de la France, son utilisation stratigraphique. Congrès géol. internat. C. R. de la XII. Session Canada 1913. S. 925—937.

- Reed, F. R. C., 1915. Supplementary Memoir on new Ordovician and Silurian Fossils from the northern Shan States. *Palaeontol. Indica*, Calcutta. n. ser. **6**. 98 S. Taf. 1—12.
- Rollier, L., 1918. Fossiles nouveaux ou peu connus des terrains secondaires (mésozoïques) du Jura et des contrées environnantes. 7<sup>me</sup> fascicule. (T. 2. 1. part.). *Abh. Schweiz. paläont. Ges.* **43**. S. 1—72. 6 Taf.
- Ruedemann, Rud., 1916. Paleontologic contributions from the New York State Museum. *N. Y. State Mus. Bull.* **189**. 226 S. 36 Taf.
- Rzehak, A., 1919. Das Miozän von Brünn. *Verh. naturf. Ver. Brünn.* **56**. S. 117—150. 3 Textf.
- Scalia, S., 1915. La fauna del Trias superiore del gruppo di Mt. Judica, Part III. *Mem. Acad. di Sc. nat. rect.* **7**. 25 S. 2 Taf.
- Scalia, S., 1917. Sulla fauna degli strati a *Spirigera Trigonella* Schloth. sp. della Val di Sinello, presso Camposilvano, in Vallarsa (Trentino meridionale). *Nota prelim.* *Boll. Soc. Geol. Ital.* **36**. S. 205—215.
- Spitz, A., 1914. A lower cretaceous Fauna from the Himalayan Gieumal sandstone. *Records Geol. Surv. India.* **44**. S. 197—224. Taf. 18 u. 19. Textf. 4—11.
- Stanton, T. W., 1916. Non Marine Cretaceous Invertebrates of the San Juan basin. *U. S. Geol. Prof. paper.* **98**. R. S. 310—319. Taf. 79—83.
- Stefanini, G., 1915. Specie nuove del Miocene Veneto. *Atti Acad. Ven. Trent. Padua.* **8**. S. 151—162.
- Stefanini, G., 1917. Fossili del Neogene Veneto, Parte prima: Vertebrata, Arthropoda, Mollusca. *Mem. Ist. geol. Univ. Padua.* **4**. 196 S. 16 Taf.
- Stensiö, E. A., Sohn, 1919. Zur Kenntniss des Devons und des Kulms an der Klaas Billenbay, Spitzbergen. *Bull. Geol. Inst. Univ. Upsala.* **16**. S. 65—80. Taf. III. 10 Textf.
- Stephenson, L. W. Cretaceous deposits of the eastern Gulf region and species of *Exogyra* from the eastern Gulf region and the Carolinas. *U. S. geol. Surv. Wash. Prof. paper.* **81**. 77 S. 21 Taf., davon 9 Fossiltaf.
- Twenhofel, W. H., 1914. The Anticosti Island faunas. *Canada dep. of Mines, Geol. Surv. Ottawa Mus. Bull. no. 3. Geol. Ser. no. 19.* 38 S. 1 Taf.
- Vidal, D. L. M., 1914. Nota paleontologica sobre el silurico superior del Pirineo Catalan. *Mem. v. Acad. Ciencias y artes. Barcelona terc. época.* **11**. Nr. 19. 9 S. 3 Taf.
- Vinassa de Regny, P., 1915. Fossili ordoviciani del Capolago (Seekopf) presso il Passo di Volaja (Alpi carniche). *Palaeontogr. ital. Pisa.* **21**. S. 97—116. Taf. 12—13.
- Vinassa de Regny, P., 1915. Ordoviciano e neosilurico nei gruppi del Germula. *Bull. R. Com. Geol. Ital. Rom.* **44**. S. 295—308. 1 Taf.
- Walcott, C. E., 1916. Cambrian Geology and Paleontology. III. No. 4. Relations between the Cambrian and precambrian formations in the Vicinity of Helena, Montana. *Smith. Misc. Coll. Wash.* **64**. S. 259—301.
- Wiman, C., 1919. Remarques sur le crétacé à *Belemnitella mucronata* dans la Scanie. *Bull. Geol. Inst. Univ. Upsala.* **16**. S. 305—316. 3 Textf.



- Woods, H.**, 1917. The cretaceous Faunas of the Northern-Eastern part of the south island of New Zealand. New Zeal. Geol. Surv. Wellington. Pal. Bull. **4**. 41 S. 20 Taf.
- Wright, J.**, 1914. Additions to the fauna of the Lower Carboniferous Limestones of Leslie and St. Monans, Fife. Trans. Edinburgh. Geol. Soc. **10**. S. 49—60, Taf. 5—7.
- Wurm, A.**, 1919. Beiträge zur Kenntnis der Trias von Katalonien.  
I. Cassianellen aus der oberen Trias Kataloniens.  
II. Eine Fauna aus der oberen Trias von Valldenien.  
Z. d. Deutsch. Geol. Ges. **71**. Monatsber. S. 153—160.
- Yabe, H.**, 1915. Notes on some cretaceous fossils from Anaga on the Islands of Awaji and Toyajō in the Province of Kii. The science reports Tōhoku imp. Univers. Sendai, Japan. Sec. ser. Geology. **4**. S. 13—24. Taf. 1—4.

### 3. Foraminiferen.

- Chapman, Fr.**, 1916. Foraminifera and Ostracoda from the Upper Cretaceous of Need's Camp Buffalo River (Cape Province). Ann. South Afric. Mus. London. **12**. S. 107—118. 2 Taf.
- Chapman, Fr.**, 1917. Monograph of the Foraminifera and Ostracoda of the Gingin Chalk. Geol. Surv. West. Austr. Perth. Palaeont. contrib. S. VI. Bull. **72**. 51 S. 14 Taf.
- Chapman, Fr.**, 1917. Devonian foraminifera: Tamworth district New South Wales. Note on a new species of Chaetetes. Proc. Linn. Soc. N. S. W. Melbourne. **43**. S. 365—394. 4 Taf.
- Chapman, Fr.**, 1918. Report on a Collection of Cainozoic fossils from the oil-fields of Papua. Bull. Territor. Papua. Melbourne. **5**. 18 S. 2 Taf.
- Cotter, G. P.**, 1914. Notes on the value of Nummulites as zone fossils, with a description of some Burmese species. Records geol. surv. of India. Calcutta. **44**. S. 52—84. 3 Taf.
- Cowper Reed, F. R.**, 1920. Carboniferous fossils from Siam. Geol. Mag. (X). **7**. S. 113—119, 172—177. Taf. 2. 1 Textf.
- Deprat, J.**, 1915. Les Fusulinidés des Calcaires Carbonifériens et Permians. Mém. serv. géol. de l'Indo-Chine, Hanoï-Haïphong. **4**. 30 S. 3 Taf.
- Díaz Lozano, H.**, 1917. Diatomeas fósiles mexicanas. An. Inst. Geol. México. **1**. 27 S. 2 Taf. 6 Textf.
- Douvillé, H.**, 1915. Les Orbitoïdes de l'île de la Trinité. C. R. Acad. Sciences. Paris. Séance du 2 août.
- Douvillé, H.**, 1915. Sur les Orbitoïdes de la presqu'île de Californie. C. R. Acad. Sciences. Paris. Séance du 4 octobre.
- Douvillé, H.**, 1915. Les Orbitoïdes: développement et phase embryonnaire: leur évolution pendant le Crétacé. — Les Orbitoïdes du Danien et du Tertiaire: Orthophragmina et Lepidocyclina. C. R. Acad. Sci. Paris. **161**. S. 664—670 u. 721—728.
- Douvillé, H.**, 1916. Le Crétacé et le Tertiaire aux environs de Thonnes (Haute Savoie). C. R. Acad. Sci. Paris. **163**. S. 324.
- Douvillé, H.**, 1917. Les Orbitoïdes de l'île de la Trinité. C. R. Acad. Sci. Paris. **164**. S. 841.

- Douvillé, H.**, 1917. Le Crétacé et l'Eocène du Thibet Central. *Palaeontol. indica. Calcutta. n. ser.* **5.** 52 S. 16 Taf.
- Douvillé, H.**, 1917. Les Foraminifères sont-ils toujours unicellulaires? *C. R. Ac. Sc. Paris.* **S.** 146—151. 1 Textf.
- Douvillé, H.**, 1918. Les couches à Orbitoïdes de l'Amérique du Nord. *C. R. Acad. sc. Paris.* **7 S.** 1 Fig.
- Douvillé, H.**, 1919. Les Nummulites, évolution et classification. *C. R. Ac. Sc.* **168.** Nr. 13.
- Hayasaka, J.**, 1918. Amblysiphonella from Japan and China. The science reports Tôhoku imp. Univers. Sendai, Japan. *Sec. ser. (Geology).* **5.** S. 1—14. Taf. 1—2.
- Héron-Allen**, 1915. Contributions to the study of the bionomics and reproductive processes of the Foraminifera. *Philos. trans. roy. Soc. London. ser. B.* **206.** S. 227—279. Taf. 13—18.
- Kemna, Ad.**, 1914 (1919). Morphologie des Protozoaires. *Ann. Soc. Roy. Zool. of Mal. Brüssel.* **49.** 204 S. 76 Taf.
- Lóczy, L. von**, 1916. Bericht einer Untersuchung an Foraminiferen der aus dem Szászebeser Vereshegy stammenden Kalksteingerölle. *Jahresber. d. Kgl. ungar. geol. Reichsanst. f. 1916.* **S.** 482—486.
- Martinotti, A.**, 1915. Fauna a foraminiferi di Valcieca nel Fosso della Vallocchia (Monte di Spoleto). *Boll. soc. geol. ital.* **34.** S. 225—250.
- Schubert, R.**, 1920. Palaeontologische Daten zur Stammesgeschichte der Protozoen. *Palaeontolog. Zeitschrift.* **3.** S. 129—188.
- Tobler, A.**, 1918. Notiz über einige Foraminiferen führende Gesteine von der Halbinsel Sanggar (Soembava). *Z. f. Vulkanologie.* **4.**
- Yabe, H.**, 1918. Notes on Operculina-Rocks from Japan, with remarks on „Nummulites“ Cumingi Carpenter. The science reports Tôhoku imp. Univers. Sendai, Japan. *Sec. ser. (Geology).* **4.** S. 105—126. Taf. 17. 4 Textf.
- Yabe, H.**, 1918. Notes on a Carpentaria-Limestone from B. N.-Borneo. The science reports Tôhoku imp. Univers. Sendai, Japan. *Sec. ser. (Geology).* **5.** S. 15—30, Taf. 3—5.
- Yabe, H.**, 1919. Notes on Lepidocyclina-Limestone from Cebu. The science reports Tôhoku imp. Univers. Sendai, Japan. *Sec. Ser. (Geology).* **5.** S. 31—51. 2 Taf.
- Vermoloff, N.**, 1920. The Diatomaceous Earth of Lompoc, California. *Geol. mag. (V).* **57.** S. 271—277.

#### 4 Spongien und Coelenteraten.

- Berechmer, Fr.**, 1919. Der Weiße Jura „Epsilon“ (Qu.). Eine petrogenetische Untersuchung. [Ellipsactinia suevica n. sp. Gyroporella Gumbeli n. sp., Solenopora polypora Qu.] *Jahresh. d. Ver. f. vaterl. Naturkunde in Württemberg.* **75:** S. 19—82. Taf. 1 u. 2. 25 Textf.
- Dehorne, Y.**, 1915. Sur un Actinostromidé du Cénomanien. *C. R. Acad. Sci. Paris.* **161.** S. 733.
- Dehorne, Y.**, 1916. Sur un Stromatopore Milleporoïde du Portlandien. *C. R. Acad. Sci. Paris.* **162.** S. 430.

- Douvillé, H.**, 1914. Les Spongiaires primitifs. Bull. Soc. géol. France (4). **14**. S. 397—406. 2 Taf.
- Filliozat, M.**, 1914. Polypiers éocènes de la Loire inférieure. Bull. Soc. Sc. nat. Ouest, Nantes. **4**. S. 67—81. Taf. I.
- Fritzsche, H.**, 1920. Über *Coeloptychium* Goldf. und *Myrmecioptychium* Schrammen. Z. d. Deutsch. Geol. Ges. **72**. Abh. S. 101—111. Taf. II. 1 Textf.
- Furini, A.**, 1916. Pennatulidi del Lias inferiore del Casale in Provincia di Palermo. Mem. Acad. Gioenia, Sc. nat. Palermo. **8**. Mém. 26. 10 S. 1 Taf.
- Hayasaka, J.**, 1917. On a new Hydrozoan Fossil from the Torinosu-Limestone of Japan. The science reports Tōhoku imp. Univers., Sendai, Japan. Sec. ser. (Geology). **4**. S. 55—60. Taf. 14. 2 Textf.
- Hernandez-Pacheco, E.**, 1919. Les Archaeocyathidae de la Sierra de Cordoba (Espagne). C. R. Ac. Sc. Paris. **166**. S. 691.
- Hundt, R.**, 1920. Untersilurische Graptolithenformen (*Glossograptus*, *Dicranograptus*, *Dictyonema*) im Ostthüringer Mittel- und Obersilur. Centralbl. f. Min. etc. S. 21—24. 1 Textf.
- Mailieux, E.**, 1914. Nouvelles observations sur le Frasnien et en particulier sur les Paléorécifs de la Plaine des Fagnes. Bull. soc. Belge de Géol., Pal., Hydrol., mém. **27**. S. 67—104.
- Mc Lean, F. H.**, 1915. The Lower Ordovician (*Tetragraptus* zone) at St. John, New Brunswick and the new genus *Protistograptus*. Amer. Journ. Sc. Newhaven. **40**. S. 49—59. 2 Textf.
- Nomland, J. O.**, 1916. Corals from the cretaceous and tertiary of California and Oregon. Univ. Calif. Bull. Geol. Berkeley. **9**. S. 59—76. Taf. 3—6.
- Nomland, J. O.**, 1917. New fossils Corals from the Pacific coast. Univers. California, Berkeley. **10**. S. 185—190. 1 Taf.
- O'Connell, M.**, 1919. The Schrammen collection of Cretaceous Silicispongiae in the American Museum of Natural History. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. **41**. 261 S. 14 Taf.
- Robinson, W.**, 1916. On the Paleozoic Alcyonarian, *Tumularia*. Amer. Journ. of Sc. **42**. S. 162—164.
- Robinson, J. W.**, 1917. The relationship of the *Tetracoralla* to the *Hexacoralla*. Trans. Conn. Acad. of Arts and Sciences. Newhaven (Connecticut). **21**. S. 145—200. 1 Taf.
- Schuchert, Ch.**, 1919. The proper name for the fossil Hydroid *Beatricea*. Amer. Journ. Sc. Newhaven. **47**. S. 293—296.
- Stephenson, L. W.**, 1916. North american upper cretaceous Corals of the Genus *Micrabacia*. U. S. Geol. Surv. Prof. Pap. **98**. F. S. 115—131. 4 Taf.
- Vinassa de Regny, P.** Coralli devoniani della Carnia. Riv. Ital. di Paleont. Parma. **23**. S. 45—51.
- Yabe, H.**, 1915. Einige Bemerkungen über die *Halysites*arten. The science reports Tōhoku imp. Univers. Sendai, Japan. Sec. ser. (Geology). **4**. S. 25—38. Taf. 5—9.



## 5. Echinodermen.

- Airaghi, C., 1915. Risposta alla nota del prof. D. Lovisato sopra alcuni Clypeaster della Sardegna. Boll. soc. geol. ital. **34**. S. 202—208.
- Bather, F. A., 1914. Cupressocrinus gibber n. sp. du Dévonien supérieur de Belgique. Bull. Soc. belge de Géol., Pal. et Hydrol. **28**. Proc.-verb. S. 129—136. 4 Textf.
- Bather, F. A., 1914. The Devonian Crinoid Cupressocrinus townsendi König, sp. Ann. and Mag. Nat. Hist. Ser. 8. **14**. S. 397—402. 2 Textf.
- Bather, F. A., 1915. Studies in Edrioasteroidea I—IX. Wimbledon. 104 S. 13 Taf.
- Bather, F. A., 1916/17. Hydreionocrinus verrucosus n. sp. Carboniferous, Isle of Man. Transact. Geol. Soc. Glasgow. **16**. Part. II. S. 203—206. 3 Textf.
- Bather, F. A., 1916/17. Some British Specimens of Ulocrinus. Transact. Geol. Soc. Glasgow. **16**. Part. II. S. 207—219. 3 Textf.
- Bather, F. A., 1917. British Fossil Crinoids. — XI. Balanocrinus of the London Clay. Ann. and Mag. Nat. Hist. Ser. 8. **20**. S. 385—407. 7 Textf.
- Bather, F. A., 1917. A Cidarid from the Hartwall Clay. Geol. Mag. London. Dec. VI. **3**. S. 302—305.
- Bather, F. A., 1917. The base in the Camerate Monocyclic Crinoids. Geol. Mag. Dec. VI. **4**. S. 206—212. 9 Textf.
- Bather, F. A., 1917. The Triassic Crinoids from New Zealand, collected by Dr. C. T. Trechmann. Quart. Journ. Geol. Soc. **73**. S. 248—256. 15 Textf.
- Bather, F. A., 1918. Protoëchinus Austin. Ann. and Mag. Nat. Hist. Ser. 9. **1**. S. 40—48. Taf. 2. 1 Textf.
- Bather, F. A., 1918. The homologies of the Anal Plate in Antedon. Ann. and Mag. Nat. Hist. Ser. 9. **1**. S. 294—302.
- Bather, F. A., 1918. Eocystis, I. Eocystites primaevus Harth. Geol. Mag. Dec. VI. **5**. S. 49—56. Taf. 5. 1 Textf.
- Bather, F. A., 1919. Cupressocrinus gibber n. sp. du Dévonien supérieur de Belgique. Bull. Soc. belge géol. pal. hydr. Brüssel. **28**. 1914 (1919). S. 129—135.
- Bather, F. A., 1920. Echinoid or Crinoid? Geol. Mag. London. **7**. S. 371 bis 372.
- Boussac, J., 1916. Sur la date d'apparition des Clypéastres. C. R. som. S. Géol. France. No. 12. S. 125.
- Checchia-Rispoli, G., 1916. Su alcuni Echini di eocenici del Monte Gargono. Boll. Soc. Geol. Ital. **35**. S. 81—94. Taf. 1.
- Checchia-Rispoli, G., 1919. Su alcuni Rhabdocidarid ed in particolar modo sul Rhabdocidarid remiger (Ponzi) sp. del Monte Vaticano (Roma). Boll. soc. geol. ital. **38**. S. 71—82. Taf. 4.
- Clark, Th. H., 1917. New Blastoids and Brachiopode from the Rocky mountains. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. Cambridge (Mass). **61**. S. 361—380. 2 Taf.

- Clark, H. L.**, 1917. Hawaiian and other Pacific Echini. Mem. Mus. Comparative Zoology at Harvard College. Cambridge. **46**. No. 2.
- Clark, W. B. und Twitchell, M. W.**, 1915. The Mesozoic and Cainozoic Echinodermata of the United states. Monogr. U. S. Geol. Surv. Wash. **54**. 234 S. 107 Taf.
- Cottreau, J.**, 1913. Les Echinides néogènes du bassin Méditerranéen. Ann. de l'Inst. Océanogr. Paris. **192** S. 2 Karten. 15 Taf. 41 Textf.
- Démoly, F., Lambert, J. und Révil, J.**, 1913. Nouvelles observations sur les Echinides de la Savoie. Bull. Soc. Hist. Nat. Savoie (1912). Chambéry. **33** S. 1 Taf.
- Douvillé, H.** Les terrains secondaires dans le Massif du Moghara (Est de l'isthme de Suez). Mém. Acad. des Sc. Paris. **54**. 2. ser. 184 S. 21 Taf.
- Fourtau, R.**, 1913. Note sur les Echinides fossiles de l'Egypte. Bull. Inst. Egypt. Cairo. sér. 5. **7**. S. 62—72, 1 Taf.
- Fourtau, R.**, 1914. Catalogue des invertébrés fossiles de l'Egypte. Terrains crétacés. 1<sup>o</sup>. Echinodermes. Geol. Surv. of Egypt. Cairo. Paleont. Ser. No. 2. 109 S. 8 Taf.
- Hawkins, H. L.**, 1920. Morphological Studies on the Echinoidea Holactypoida. X. Geol. Mag. **7**. S. 393—400. Taf. 7.
- Jackson, H. Tr.**, 1917. Fossil Echini of the Panama Canal zone and Costa Rica. Proc. U. S. Nat. Mus. Washington. **53**. S. 489—504. 7 Taf. 3 Textf.
- Kirk, Edw.**, 1914. Notes on fossil Crinoid genus Homocrinus Hall. Proceed. U. S. Nat. Mus. Washington. **46**. S. 473—474. 1 Taf.
- Lambert, J.**, 1914. Sur la présence du Barthonien en Chalosse. Bull. soc. géol. Fr. 4. sér. **14**. S. 23—26.
- Lambert, J.**, 1914. Note sur la synonymie des espèces vivantes de Clypeastres. Ann. Soc. Linn. de Lyon. **61**. S. 275—280.
- Lambert, J.**, 1914. Note sur quelques espèces anciennes du genre Clypeaster. Ann. Soc. Linn. Lyon. **61**. S. 11—39. 1 Taf. 3 Textf.
- Lambert, J.**, 1915. Revision des Echinides fossiles du Bordelais. II. Echinides de l'Oligocène. Actes Soc. Linn. Bordeaux. **69**. S. 13—59. 1 Taf.
- Lambert, J.**, 1916. Sur l'existence de l'étage Valangien et sur l'oscillation tarrémienne dans l'Aube et dans l'Yonne, avec observations sur les Echinides de ces étages. Troyes. 8<sup>o</sup>. 78 S. 3 Textf.
- Lambert, J.**, 1916. Note sur quelques Echinides de la Grande Oolithe et du Callovien du massif de Porto-de-Mez (Portugal). Comm. do Service geol. de Portugal Lissabon. **11**. 12 S. 1 Taf.
- Lambert, J.**, 1917. Note sur quelques Holasteridae. Bull. Soc. Sc. hist. nat. de l'Yonne. Auxerre. **70**. S. 101—134.
- Lambert, J.**, 1918. Revision des Echinides du Nummulitique de la Provence et des Alpes françaises. Abh. Schweiz. paläontol. Ges. **43**. 61 S. 2 Taf.
- Lambert, J. und Thiéry, P.**, 1914. Essai de Nomenclature raisonnée des Echinides. Chaumont. 80 S. 2 Taf.
- Lambert, J.**, 1918. Echinides néogènes des Antilles anglaises. Mem. Soc. Acad. de l'Aube, Troyes. **69**. 20 S. 1 Taf.

- Lovisato, D.** Altre specie nuove di Clypeaster, Scutella ed Amphiope della Sardegna. Rivist. Ital. di Paleont. **20.** Fasc. 3, 4. 30 S. 2 Doppeltaf.
- Lovisato, D.**, 1914. Fibularidi e Clipeastridi miocenici della Sardegna. Boll. Soc. geol. ital. **33.** S. 485—564. Taf. 8 u. 9.
- Lovisato, D.**, 1915. Undecimo contributo Echinodermico del Miocene medio sardo. Boll. B. Com. geol. d'Italia. Rom. **44.** S. 179—197. 1 Doppeltaf.
- Lovisato, D.**, 1915. Dodicesimo contributo echinodermico con 12 specie nuove di Clypeaster del miocene medio ed inferiore di Sardegna. Boll. soc. geol. ital. **34.** S. 469—504. Taf. 18 u. 19.
- Reed, C.**, 1913. Further notes on the species *Camarocrinus Asiaticus* from Burma. Rec. Geol. Surv. India. Calcutta. **43.** S. 355—359, 1 Taf.
- Rew, W.**, 1914. Tertiary Echinoids of the Carrizo Creek region in the Colorado desert. Bull. dep. Geol. Univers. Calif. Berkeley. **8.** 14 S. 5 Taf.
- Schuchert, Ch.**, 1915. Revision of Paleozoic Stellerioidea with special reference to North American Asteroidea. U. S. nat. Mus. Wash. Bull. **88.** 311 S. 38 Taf.
- Spencer, W. K.**, 1914. A Monograph of the British Paleozoic Asterozoa. Mem. Palaeontogr. Soc. London. 56 S. 1 Taf. 31 Textf.
- Stefanini, G.**, 1917. Echinidi mesozoici dell'Caracorum raccolti della Spedizione italiana nell'Asia centrale. Real. Acad. dei Lincei. **26.** ser. 5. S. 49—51.
- Stefanini, G.**, 1919. Echinidi cretacei e terziari de Egitto raccolti da Antonio Frigari-bey. Boll. soc. geol. Ital. **37.** (1918). S. 121—168. Taf. 5. 4 Textf.
- Stefanini, G.**, 1920. Echinidi cretacei e terziari d'Egitto raccolti da Antonio Frigari-bey, parte seconda. Boll. soc. geol. ital. **38.** S. 39—63. Taf. 3.
- Valette, D. A.**, 1913. Description de quelques Echinides nouveaux de la Craie. Bull. Soc. Sci. hist. et nat. Yonne. Auxerre. 46 S. 18 Textf.
- Valette, A.**, 1915. Les Ophiures de la Craie des environs de Sens. Bull. S. Sc. Hist. Nat. Yonne. Auxerre. 26 S. 9 Textf.
- Valette, D. Aur.**, 1917. Notes sur les Crinoïdes de la Craie blanche. Bull. Soc. Sc. hist. et nat. de l'Yonne. Auxerre. **70.** S. 79—179. 31 Textf.
- Wanner, J.**, 1920. Über armlose Krinoiden aus dem jüngeren Palaeozoikum. Verh. geol. Mijnbouw. Genootsch. v. Nederland en Kolonien. Geol. Ser. Deel V. S. 21—35. 17 Textf.
- Whitney, F. L.**, 1916. The Echinoidea of the Buda limestone. Bull. of Americ. Paleontol. New York. No. 26. **5.** 36 S. 9 Taf.
- Wood, E.**, 1914. The use of Crinoid arms in studies of phylogeny. Annals N. Y. Acad. of Sci. **24.** S. 1—17. 5 Taf.
- Wright, J.**, 1914. Additions to the fauna of the Lower Carboniferous Limestones of Leslie and St. Monans, Fife. Trans. Edinburg Geol. Soc. **10.** S. 49—60. Taf. 5—7.
- Wright, J.**, 1914. On the occurrence of Crinoids in the Lower Carboniferous of Fife. Trans. Edinburgh Geol. Soc. **10.** S. 148—153. Taf. 18—21.



## 6. Bryozoen.

- Barroso, M. J.**, 1915. Contribucion al conocimiento de los Bryozoos marinos de España. Bot. R. Soc. españ. Hist. nat. Madrid. **15**. S. 412 bis 419. 2 Textf.
- Barroso, G.**, 1917. Notas sobre briozoas. Bot. Real. Soc. esp. Hist. nat. Madrid. **17**. S. 494—499.
- Barroso, G.**, 1918. Notas sobre briozoas. Bot. Real. Soc. esp. Hist. nat. Madrid. **18**. S. 206—216. 2 Textf.
- Canu, F.**, 1915. Bibliographie primitive relative aux Bryozoaires. Bull. Soc. géol. France. (4) **15**. S. 287—292.
- Canu, F.**, 1915. Bibliographie paléontologique relative aux Bryozoaires du Bassin de Paris. Bull. Soc. géol. France. (4) **15**. S. 293—305.
- Canu, F.**, 1915. Les Bryozaires fossiles des Terrains du Sud-Ouest de la France: IX, Aquitanien. Bull. Soc. géol. France. (4) **15**. S. 320 bis 334. 2 Taf.
- Canu, F.**, 1917. Les Bryozoaires fossiles des Terrains du Sud-Ouest de la France. Bull. Soc. géol. France. (4) **16**. S. 127—152. 2 Taf.
- Canu, F.**, 1917. Les ovicelles des Bryozoaires cyclostomes. Etudes sur quelques familles nouvelles et anciennes. Partie I. Bull. Soc. géol. France. (4) **16**. S. 324—335.
- Canu, F.**, 1917. Etudes sur les ovicelles des Bryozoaires cyclostomes (2. Contribution). Bull. Soc. géol. France. (4) **17**. S. 345—347. Taf. 10.
- Canu, F.**, 1917. Etude sur les ovicelles de la famille des Corymboporidae. Bull. Soc. géol. France. (4) **17**. S. 348—349. Taf. 11.
- Canu, F.**, 1917. Les Bryozoaires fossiles des terrains du Sud-Ouest de la France. XI, Rupélien. Bull. Soc. géol. France. (4) **17**. S. 350—361. Taf. 12 u. 13.
- Canu, F.**, 1918. Hippaliosina. Un nouveau genre de Bryozoaires. Bull. Soc. géol. de France. (4) **18**. S. 88—94. 1 Textf.
- Canu, F.** u. **Baßler, S.**, 1917. A synopsis of american early tertiary cheilostome Bryozoa. Smiths. Instit. U. S. nat. Mus. Bull. **96**.
- Canu, F.** u. **Baßler, S. R.**, 1918. Bryozoa of the canal zone and related areas. U. S. Nat. Mus. Bull., Washington. S. 117—122. Taf. 53.
- Cummings, E. R.** u. **Galloway, J. J.**, 1915. Studies of the morphology and histology of the Trepostomata of Monticuliporoidea. Proc. Pal. Soc. in: Bull. Geol. Soc. America. Washington. **26**. S. 349—374. Taf. 10 bis 15.
- Lang, W. D.**, 1915. New uniserial cretaceous cheilostome Polyzoa. Geol. Mag. London. Dec. VI. **2**. S. 496—504. Taf. 17.
- Lang, W. D.**, 1916. Calcium carbonate and Evolution in Polyzoa. Geol. Mag. London. Dec. VI. **3**. S. 73—77.
- Osburn, R. C.**, 1914. The Bryozoa of the Tortugas islands. Public. Carnegie Inst. Washington. Nr. **182**. S. 181—222. 23 Textf.
- Vinassa de Regny, P.**, 1915. Fossili ordoviciani del Capolego (Seekopf) presso il Passo di Volala (Alpi Carniche). Palaeontogr. italica. Pisa. **21**. S. 97—110. 2 Taf.

- Waters**, 1916. Some species of *Crisia*. *Ann. Mag. nat. Hist. London.* (8) 18. S. 469—477. 1 Taf.
- Waters**, A. W., 1914. The marine fauna of british East Africa and Zanzibar Bryozoa, Cyclostomata, Chenostomata and Endoprocta. *Proc. Zool. Soc. of London.* S. 831—858. 4 Taf.
- Waters**, A. W., 1918. Some Mediterranean Bryozoa. *Ann. and Mag. Nat. Hist.* (9) 2. S. 96—102. 1 Taf.

## 7. Brachiopoden.

- Buckman**, S. S., 1915. The Brachiopoda of the Namyan Beds of Burma: preliminary notice. *Records geol. Surv. India. Calcutta.* 45. Part 1. S. 75—81.
- Buckman**, S. S., 1916. Genres jurassiques de Rhynchonellidae et Terebratulidae. *Rev. crit. de Paléozoöl.* S. 32—34.
- Buckman**, S. S., 1917. Terminology for foraminal development in Terebratuloids (Brachiopoda). *Trans. New Zeal. Instit. Wellington.* 43. (1915), S. 130—132.
- Buckman**, S. S., 1920. Brachiopod Nomenclature. *Geol. Mag.* (V) 57. S. 18—19.
- Clark**, Th. H., 1917. New Blastoids and Brachiopods from the Rocky mountains. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. Cambridge (Mass.).* 61. S. 361—380. 2 Taf.
- Dunbar**, C. O., 1917. Rensselaerina, a new Genus of lower devonian Brachiopods. *Amer. Journ. of Sc.* 43.
- Hadding**, A., 1919. Kritische Studien über die Terebratula-Arten der schwedischen Kreideformation. *Palaeontographica.* 63. 25 S. 9 Taf. 5 Textf.
- Haynes**, W. P., 1916. The fauna of the upper Devonian in Montana. Part 2: stratigraphy and the Brachiopoda. *Ann. Carnegie Mus. Pittsburgh.* 5. S. 13—54. Taf. 3—8.
- Jackson**, J. W., 1916. Brachiopod morphology: Notes and comments on Dr. J. Allan Thomson's paper. *Geol. Mag. London.* Dec. VI. 3. S. 21 bis 26.
- Jackson**, J. W., 1918. The new Brachiopod genus *Liothyrella* of Thomson. *Geol. Mag. London.* (6) 5. S. 73—79.
- Kozłowski**, A. Les Brachiopodes du Carbonifère supérieur de Bolivie. *Ann. Paléont. Paris.* 9. 100 S. 11 Taf.
- Mansing**, H., 1913. Faune des Calcaires à *Productus* de l'Indo-Chine. *Mém. Serv. géol. Indo-Chine. Hanoi.* 2. fasc. 4. 133 S. 13 Taf.
- Mc. Ewan**, E. D., 1919. A study of the Brachiopod genus *Platystrophia*. *Proc. U. S. National Mus.* 51. S. 383—448. Taf. 48—52.
- Newton**, R. B., 1916. On some cretaceous Brachiopoda and Mollusca from Angola, Portuguese West Africa. *Trans. R. S. of Edinburgh.* 51. S. 561—580. 2 Taf.
- Percival**, F. A., 1916. Punctuation of the shells of *Terebratula*. *Geol. Mag. London.* Dec. VI. 3. S. 51—58.

- Rollier, L.**, 1917. Synopsis des Spirobranches (Brachiopodes) jurassiques Celto-Souabes. Part 2 (Rhynchonellidés). Abh. Schweiz. paläont. Ges. **42**.
- Rollier, L.**, 1918. Synopsis des Spirobranches (Brachiopodes) jurassiques Celto-Souabes. Part 3 (Terebratulidés). Abh. Schweiz. paläont. Ges. **43**. S. 187—275.
- Sibly, T. F.** On the Distribution of *Productus humerosus*. Geol. Mag. (V) **57**. S. 20—21.
- Thomson, J. A.**, 1915. Brachiopod Morphology: Types of folding in the Terebratulacea. Geol. Mag. Dec. VI. **2**. S. 71—76.
- Thomson, J. A.**, 1915. Brachiopod genera: The position of shells with magaselliform Loops, and of shells with bouchardiform Beak characters. Trans. New-Zealand Inst. Wellington. **47**. S. 392—409. 22 Textf.
- Thomson, J. A.**, 1919. Brachiopod Nomenclature: *Spirifer* and *Syringothyris*. Geol. Mag. Dec. VI. **6**. S. 371—373 und S. 411 ff.
- Williams, H. S.**, 1916. New Brachiopods of the genus *Spirifer* from the Silurian of Maine. Proc. U. S. Nat. Mus. Washington. **51**. S. 73 bis 80. Taf. 1.
- Wilson, A. E.**, 1914. A preliminary study of the variations of the plications of *Parastrophia hemiplicata* Hall. Canada Geol. Surv. Mus. Bull. Ottawa. No. 2. Geol. Ser. No. 18. S. 131—139. Taf. 4.

### 8. Mollusken.

- Bartsch, P.**, 1915. The recent and fossil Mollusk of the genus *Rissoina*, from the west coast of America. Proc. U. S. Nat. Mus. Washington. **49**. S. 33—62. Taf. 28—33.
- Cossmann, M.**, 1912, 1915, 1918. Essais de paléoconchologie comparée. Paris. 9. Liefg. 215 S. 10 Taf. 18 Textf. 10. Liefg. 292 S. 12 Taf. 63 Textf. 11. Liefg. 388 S. 11 Taf. 127 Textf.
- Cossmann, M.**, 1915. Revision des Scaphopodes, Gastropodes et Céphalopodes du Montien de Belgique. Mém. Mus. roy. Hist. nat. Belg. Brüssel. **6**. 71 S. 4 Taf.
- Dall, W. H.**, 1915. On some generic names first mentioned in the „Conchological Illustrations“. Proc. U. S. Nat. Mus. Washington. **48**. S. 437—440.
- Dall, W. H.**, 1915. A monograph on the Molluscan fauna of the „*Ostaulax pugnax*“ zone of the Oligocene of Tampa, Florida. Bull. U. S. Nat. Mus. Washington. No. **90**. XV + 173 S. 26 Taf.
- Dickerson, R. E.**, 1914. New molluscan species from the Martinez Eocene of Southern California. Univ. Calif. publ. dep. Geol. Berkeley. **8**. S. 299—304. Taf. 29.
- Harmer, F. W.**, 1914. The pliocene Mollusca of Great Britain. Palaeontogr. Soc. London. Part I. S. 1—200. Taf. 1—24.
- Harmer, F. W.**, 1915. The pliocene Mollusca of Great Britain. Palaeontogr. Soc. Part II. S. 201—302. Taf. 25—32.
- Iredale, T.**, 1915. Some more misused Molluscan generic names. Proc. Mal. Soc. London. **11**. S. 291—309.



- Kennard, A. S. and Woodward, B. B.**, 1914. The Post-pliocene non Marine Mollusca of Ireland. Proc. Mal. Soc. London. **11**. Part III. S. 155 ff. 3 Textf.
- Mansfield, W. C.**, 1916. Mollusks from the type locality of the Choctawhatchee mare. Proc. U. S. nat. Mus. Washington. **51**. S. 599—607. Taf. 113.
- Monterosato, Marchese di**, 1917. Molluschi viventi e quaternari raccolti lungo le coste della Tripolitania. Bull. Soc. Zool. Ital. Rom. (3) **4**. 28 S. 1 Taf.
- Newton, R. B.**, 1915. On some Molluscan remains from the opal deposits (Upper Cretaceous) of New South Wales. Proc. Malac. Soc. London. **11**. S. 217—234. Taf. 6.
- Newton, R. B.**, 1916. On some cretaceous Brachiopoda and Mollusca from Angola, Portuguese West Africa. Trans. R. S. of Edinburgh. **51**. S. 561—580. 2 Taf.
- Nomland, J.-O.**, 1917. Fauna of the Santa Margarita beds in the North Coalinga region of California. Univ. of Calif. publ. Berkeley Bull. Geol. **10**. S. 293—326. Taf. 14—20. 2 Textf.
- Stanton, T. W.**, 1916. Non Marine Cretaceous Invertebrates of the San Juan basin. U. S. Geol. Surv. Washington. Prof. Paper **98 R**. S. 310. bis 319. Taf. 79—83.

#### a) Lamellibranchiaten.

- Allen, H. A.**, 1915. Catalogue of types and figured specimens of British Cretaceous Lamellibranchiata preserved in the Museum of practical Geology. London. Summ. Progr. geol. Surv. London for 1914. App. II. S. 66—79.
- Borissiak, M. A.**, 1915. Pseudomonotis (Eumorphotis) lenaensis Lah. sp. (Hinnites lenaensis Lah.). Trav. geol. Mus. Pierre-le-Grand. Petersburg. **8**. S. 141—151. Taf. 2.
- Checchia-Rispoli, G.**, 1914. Sul „Pecten rhegiensis“, Seguenza del Pliocene organico. Giorn. Sc. nat. ed econ. Palermo. **30**. S. 268—276. Taf. 1.
- Cossmann, M.**, 1915. Description de quelques Pélécypodes de Bradfordien et du Callovien de Pougues-les-Eaux. Bull. Soc. Nivern. Lettres., Sc., Arts., Nevers **15**. 3. sér. **25**. vol. 15 S. 3 Taf.
- Cossmann, M.**, 1915. Description de quelques Pélécypodes jurassiques recueillis en France (sixième article). Mém. hors volume des C. R. du Congrès du Havre (A. F. A. S.). 48 S. 6 Taf. 4 Textf.
- Douvillé, H.**, 1915. L'évolution du ligament chez les Lamellibranches. C. R. Somm. Soc. géol. France. 7. Juin. S. 80.
- Douvillé, H.**, 1915. Les Requiénidés et leur évolution. Bull. soc. géol. France. 4. sér. **14**. S. 383—389. Taf. 11.
- Douvillé, H.**, 1915. Rudistes du Turkestan. Bull. Soc. géol. France. 4. sér. **14**. S. 390—396. 7 Textf.
- Douvillé, H.**, 1917. Les terrains crétacés de l'Asie Occidentale. C. R. séances Soc. géol. France. S. 121.
- Douvillé, H.**, 1918. Le Barrémien supérieur de Brouzet. III. Part.: Les Rudistes. Mém. soc. géol. France. Paléontol. Taf. 1—4.

- Favre, M. J.**, 1916. Catalogue illustré de la Collection Lamarck: Conchifères monomyaires fossiles. I<sup>re</sup> et II<sup>e</sup> sections. Publ. Mus. Hist. Nat. Genf. 16 Taf.
- Favre, J.**, 1917. Catalogue illustré de la collection Lamarck. 5. livr. Genf. 18 Taf.
- Frentzen, K.**, 1920. Muschelschalen mit erhaltener Farbe aus dem Malm Schwabens. Centralbl. f. Min. etc. S. 50—52.
- Gerber, Ed.**, 1918. Beiträge zur Kenntnis der Gattungen *Ceromya* und *Ceromyopsis*. Abh. Schweiz. Paläont. Ges. **43**. 24 S. 1 Taf.
- Ivana, E.**, 1915. Note sur le *Pseudomonotis doneziana* Boriss. du Jurassique de la province de l'Oural. Bull. Com. Géol. Petersburg. **24**. S. 271 bis 288. Taf. 5.
- Oppenheim, P.**, 1920. Über Neogen am Golfe von Orfana im südöstlichen Mazedonien. Centralbl. f. Min. etc. S. 9—14. 1 Textf.
- Packard, E. L.**, 1916. Mesozoic and Cenozoic Machinae of the Pacific coast of North America. Univ. of Calif. publ. Bull. Dep. Geol. Berkeley. **9**. S. 261—360. Taf. 12—35.
- Parona, C. F.**, 1914. Per la geologia della Tripolitania. Atti d. R. Accad. Sci. Torino. **50**. S. 3—26.
- Parona, C. F.**, 1917. Saggio bibliografico sulle Rudiste con indici dei nomi di autore, di genere e di specie. Boll. R. Comit. geol. Rom. **46**. 78 S.
- Vredenburg, E. W.** Flemingostrea, an eastern group of upper Cretaceous and Eocene Ostreidae, with description of two new species. Rec. geol. Surv. India. Calcutta. **47**. S. 196—203. Taf. 17—20.
- Yehara, Sh.**, 1915. The cretaceous Trigoninae from Miyako and Hokkaido. Science Rep. Tokoku imp. Univ. Sendai. 2. ser. (Geology). **2**. S. 33 bis 44. Taf. 2.

### b) Gastropoden.

- Bartsch, P.**, 1916. Eulimastoma, a new subgenus of Pyramidellids and remarks on the genus Scalenostoma. The Nautilus. Boston. **30**. S. 73 ff.
- Bartsch, P.**, 1918. A new West Indian fossil Land-Shell. Proc. U. S. Nat. Mus. Washington. **54**. S. 605—606. Taf. 93.
- Boury, E. de**, 1917. Revision critique de l'étude des Scalairees faite par M. Cossmann dans les „Essais de Paléoconchologie“. Journ. Conch. Paris. **63**. S. 13—62.
- le Brockton Tomlin, J. R.**, 1919. A systematic list of the fossil Marginellidae. Proc. Malac. Soc. London. **13**. S. 41—65. 1 Textf.
- Cerulli-Irelli, S.**, 1916. Fauna malacologica Mariana. Palaeont. ital. Pisa. **22**. S. 171—220. Taf. 20—24.
- Chapman, F.**, 1915. Note on a large specimen of *Conus dennananti* Tale. Field Natur. Club of Victoria: Melbourne. S. 5—6. 1 Textfig.
- Chapman, F.**, 1916. New or little-known Victorian fossils in the National Museum. Part XIX: the Yeringian gastropod fauna. Proc. Roy. Soc. Victoria. Melbourne. **29**. S. 75—103. 5 Taf.

- Charpiat, M. R.**, 1919. Sur l'impossibilité qu'il y a de comprendre la forme *Tiarella* dans la section *Tiaracerithium*. Bull. Mus. Hist. nat. Paris. 6. 2 S.
- Cobbold, E. S.**, 1919. Cambrian Hyolithidae from Hartshill in the Nuteaton District, Warwickshire. Geol. Mag. London. Dec. VI. 6. S. 149 bis 158. Taf. 4.
- Cossmann, M. u. Peyrot.** Conchologie néogénique de l'Aquitaine. T. III (Gastropodes) livr. 1. Actes Soc. linn. Bordeaux. 69—70. 384 S. 1 Atl. mit 10 Taf. 50 Textf.
- Dalimier, H.**, 1918. Note sur une Nérítine des sables coquilliers éocènes de la Close en Campbon (Loire-Inférieure). Bull. Soc. géol. France. (4) 17. S. 36—39. 3 Textf.
- English, W. A.**, 1914. The Agasoma-like Gastropods of the California Tertiary. Univ. of Calif. Public. 8. S. 243—255. Taf. 24—25.
- Favre, J.**, 1918. Catalogue illustré de la Collection Lamarek. 6. Liefg. Genf. 21 Taf.
- Greger, D. K.** A color-marked *Euconospira*. The Nautilus. Boston. 30. S. 114. Taf. 3.
- Kennard, A. S. und Woodward, B. B.**, 1914. On *Helix* (*Macularia*) *Ogdeni* n. sp., from the Pliocene (Red Crag) of Ramsholt (Suffolk). Proc. Mal. Soc. London. 11. S. 155 ff. 1 Textf.
- Kennard, A. S. und Woodward, B. B.**, 1917. On *Helix* (*Macularia*) *Ogdeni* n. sp., from the Pliocene (Reg Crag) of Ramshoet, Suffolk. Proc. Geol. Assoc. London. S. 109—190.
- Lecointre, G.**, 1914. Sur deux Apporhaidae du Turonien de Touraine. B. S. géol. France. Paris. 13. S. 352. Taf. 6.
- Longstaff, J.** (geb. Donald). Supplementary Notes on *Aclisina* de Koninck and *Aclisoides* Donald, with descriptions of new species. Quart. Journ. geol. Soc. London. 73. S. 59—83. Taf. 5 u. 6.
- Maire, V.**, 1913. Etudes géologiques et paléontologiques sur l'arrondissement de Gray. Les Gastropodes du Jurassique supérieur graylois. (1. Partie.) Gray. 76 S. 4 Taf.
- Marshall**, 1916. Some new fossil Gastropods. Trans. N. Zeal. Inst. Wellington. 48. S. 120—121. Taf. 11.
- Newton, R. B.**, 1918. Notes on a new species of *Turritella* and a naticoid shell referred to the genus *Gyrodes*. Proc. Geol. Assoc. London. 29. S. 97—105. Taf. 10.
- Pallary, M. P.**, 1916. Observations relatives à la nomenclature des *Melanopsis* fossiles. Bull. Soc. Hist. nat. Afrique. Nord Alger. 7. S. 70—87.
- Robinson, W. J.**, 1916. Two new fresh water Gastropods from the Mesozoic of Arizona. Amer. Journ. of Sc. 40. S. 649—651. 5 Textf.
- Savornin, M. J.**, 1914. Sur les affinités morphologiques des genres *Thersites* Coquand, *Perairia* Crosse, *Oostrombus* Sacco: Gastropodes fossiles des provinces tertiaires méditerranéennes. Bull. soc. géol. France. (4) 14. S. 310 ff. 19 Textf.
- Stefanini, G.**, 1915. Sull' esistenza dell' Oligocene in Friuli e sulle mutazioni del „*Potamides margaritaceus*“ Br. Atti dell' Acad. Scient. Ven.-Trent. Istr. Padua. 8. 28 S. Taf. 5.



- Vidal, L. M., 1907. Nota paleontologica sobre el Cretaceo de Cataluña. Associat. Esp. Progreso Ciencias, Congreso de Sevilla. Barcelona. 19 S. 4 Taf.
- Vidal, L. M., 1917. Edad geologica de los lignitos de Selva y Binisalem (Mallorca), y descripcion de algunas especies fosiles. Mem. Real. Soc. esp. de Hist. nat. Madrid. 10. Mem. 7. S. 343—358. 2 Taf.
- Wade, Br., 1916. New genera and species of Gastropoda from the upper Cretaceous. Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia. S. 455—471. Taf. 23 bis 24.
- Wade, Br., 1917. An upper cretaceous Fulgur. Americ. Journ. of Sc. 43. S. 293—297. 2 Textf.
- Wade, Br., 1917. New and little known Gastropoda from the Upper cretaceous of Tennessee. Proc. Acad. of Nat. Sc. Philadelphia. S. 208—304. Taf. 17—19.
- Wenz, W., 1920. Zur Systematik tertiärer Land- und Süßwassergastropoden. IV. Senckenbergiana. 2. Heft 1.

### c) Cephalopoden.

- Airaghi, C., 1918. I molluschi degli scisti bituminosi di Besono in Lombardia. Atti Soc. Ital. Sc. Natur. Pavia. 51. S. 5—30. Taf. 1—4.
- Buckman, S. S., 1918, 1919. Yorkshire type Ammonites. XVII. London. Part 13, 14. 8 Taf. m. Beschr. Nr. 107—109. XVIII u. XIX. Taf. 70—80.
- Buckman, S. S., 1918. Yorkshire type Ammonites. Part XV, XVI. London. S. 11, 12. 8 Taf.
- Chapman, F., 1915. New or little-known Victoria fossils in the National Museum. Part. XVII: Some tertiary Cephalopoda. Proc. Roy. Soc. Victoria. 27. S. 350—361. Taf. 3—8.
- Coëmme, S., 1917. Sur un nouveau procédé de reproduction des cloisons d'Ammonoidés. C. R. somm. soc. géol. France. S. 192.
- Coëmme, S., 1918. Note critique sur le Genre Cadamoceras. Bull. Soc. géol. France. (4) 17. S. 42—54. Taf. 6.
- Collot, L., 1918. Les Aspidoceras des couches à minerai de fer de la Côte d'Or. Bull. Soc. géol. France. (4) 17. S. 3—19. Taf. 1—4. 5 Textf.
- Crick, G. C., 1915. Note on Nautilus mokatammensis A. H. Fooid, from the Eocene of Egypt. Proc. Malac. Soc. 11. S. 286—290. Taf. 10. 2 Textfig.
- Crick, G. C., 1915. On a dibranchiate Cephalopod (Plesioteuthis) from the lithographic stone (lower Kimmeridgian) of Eichstaedt Bavaria. Proc. Mal. Soc. London. 11. S. 313—318. Taf. 9.
- Crick, G. C., 1916. On Ammonitoceras Tovileuse from the Lower Greensand (Aptian) of Kent. Proceed. Malac. Soc. London. 12. S. 118—121. Taf. 6.
- Crick, G. C., 1916. Notes on the Carboniferous goniatite Glyphioceras vesiculiferum de Koninck sp. Proceed. Malac. Soc. London. 12. S. 47 bis 52. 2 Textf.
- Crick, G. C., 1916. On a gigantic Cephalopod Mandible. Geol. Mag. London. Dec. VI. S. 260—264. 2 Textf.

- Crick, G. C.**, 1917. Note on the type specimen of *Crioceratites Bowerbanki* J. de Sow. *Proc. Mal. Soc. London.* **12.** p. IV. S. 137—138. Taf. 7.
- Diener, C.**, 1917. Gornjotriadička Fauna Cefalopoda iz Bosne. *Glasnik zem. Muzeja u Bosni i Hercegovini.* **28.** S. 359—396. 3 Taf. Ref. N. Jahrb. f. Min. etc. 1919. S. 357—362.
- Douvillé, R.**, 1914. Etudes sur les Oppeliidés de Dives et Villers-sur-Mer. (Suite). *Mém. Soc. Géol. de France, Paléontol.* **48.** S. 1—26. Taf. 1 und 2.
- Fossa-Mancini**, 1919. Probabili rapporti filogenetici di alcune ammoniti liassiche. *Atti Soc. Tosc. Sc. Natur. Pisa.* **32.** 14 S. 1 Taf.
- Hind, W.**, 1920. The distribution of British Carboniferous Nautiloids. *Geol. Mag.* **7.** S. 405—410.
- Hoyermann, Th.**, 1919. Untersuchungen über die Entwicklung der Lobenlinie von *Leioceras opalinum*. *Z. d. Deutsch. geol. Ges.* **71.** Monatsber. S. 160—164. 6 Textf.
- Kilian, W.**, 1916. Genre *Oosterella*. *C. R. som. soc. géol. France.* S. 58 bis 59.
- Kilian, W.**, 1918. Contribution à la connaissance du Crétacé inférieur delphino-provençal et rhodanien (étages Valanginien et Hauterivien). *C. R. A. Sc. Paris.* 25. Febr.
- Kilian, W.**, 1918. Sur la faune de l'étage Hauterivien dans le Sud-Est de la France. *C. R. Ac. Sc. Paris.* 4. März.
- Kilian, W.**, 1918. Remarques nouvelles sur la faune des étages Hauterivien, Barrémien, Aptien et Albien dans le Sud-Est de la France. *C. R. Ac. Sc. France.* 11. März.
- Kilian, W. u. Reboul, P.**, 1914. Sur la présence de Céphalopodes à affinités indo-africaines dans le Crétacé moyen de Cassis (Bouches du-Rhône). *A. F. A. S. Congrès de Turin. Paris.*
- Lissajous, M.**, 1915. Quelques remarques sur les Bélemnites jurassiques. *Bull. soc. Hist. nat. Mâcon.* 32 S. 1 Taf.
- Mancini, E. F.**, 1915. Osservazioni critiche sugli *Hammatoceras*. *Proc. verb. Soc. Tosc. Sc. Nat. Pisa.* **23.**
- Mancini, E. F.**, 1915. Note di Ammonitologia. I. Le Ammoniti dell' Alta-Brianza descritte e figurate da H. Rassmuss. *Riv. Ital. di Paleont. Parma.* 4 S.
- Mansuy, M.**, 1914. Gisement liasique des schistes de Trian (Cochinchine). *Mém. serv. géol. Indo-Chine. Hanoï-Haïphong.* **3.** S. 37—39. Taf. 4. Fig. 3 u. 4.
- Mansuy, H.**, 1914. Etude des faunes paléozoïques et mésozoïques des feuilles de Phunho-puan et de Son-Tag (Tonkin). *Mém. serv. géol. Indo Chine. Hanoï-Haïphong.* **3.** S. 41—91. Taf. 1—10.
- Mariani, E.**, 1914. Su una nuova forma di *Temnocheilus* della *Dolomia Ladinica* della Grigna di Campione nella Lombardia. *Atti della Soc. ital. Sc. nat.* **53.** S. 465—467. 2 Textf.
- Marshall, P.**, 1917. Geology of the Central Kaipara. *Trans. New-Zeal. Inst. Washington.* **49.** S. 433—450. Taf. 32—33. 4 Textf.

- Nicolescu, C.**, 1917. Sur un nouveau genre de Perisphinctes (*Bigotella*) de l'Oolite ferrugineuse de Bayeux (Calvados). Bull. Soc. géol. France. (4) **16**. S. 153—179. Taf. 4.
- Nicolescu, C.**, 1917. Application des empreintes au collodion à la reproduction des Ammonoïdés. C. R. Acad. Sc. Paris. **165**. S. 708.
- Nicolescu, C. u. Debeaupuis**, 1918. Sur la reproduction des cloisons des Ammonoïdées, au moyen d'empreintes au collodion. C. R. Somm. Geol. France. S. 64—65.
- Onetti, A.**, 1915. Nuovi Molluschi del Lias inferiore del Circondario di Rossano Calabro. Riv. italiana di Paleontologia. S. 47—100. Taf. 1 bis 3.
- Petitclerc, P.**, 1916—17. Note sur des fossiles nouveaux, rares ou peu connus de l'Est de la France. Vesoul. 78 S. 11 Taf.
- Petitclerc, P.**, 1918. Note sur plusieurs espèces d'Ammonites, nouvelles, rares ou peu connues, du Callovien moyen des environs de Niort (Deux-Sèvres). Vesoul. 54 S. 6 Taf.
- Petitclerc, P.**, 1919. Note sur un Pachyceras du Rauracien inférieur des environs d'Ornans (Doubs). Soc. Hist. nat. Doubs, Vesoul. Bull. **21**. S. 9—13. Taf. 2.
- Principi, P.**, 1915. Ammoniti del Lias superiore dei Monti Martani (Umbria). Boll. Soc. geol. Ital. Rom. **34**. S. 429 ff. Taf. 15—17.
- Salfeld, Hans**, 1917. Über die Ausgestaltung der Lobenlinie bei Jura- und Kreide-Ammonoideen. Nachr. v. d. k. Ges. d. Wiss. Göttingen. Math.-phys. Kl. S. 1—19. 3 Texttaf. 7 Textf.
- Sauvage, H. E.**, 1916. Les Ammonées du terrain jurassique du Boulonnais. Bull. Soc. Académ. Boulogne-sur-Mer. **10**.
- Schindewolf, O. H.**, 1920. Über die Siphonalbildungen der Ammonoidea. Sitzber. d. Ges. zur Förderung der ges. Naturw. z. Marburg. No. 2. S. 32—42. 2 Textf.
- Schindewolf, O. H.**, 1920. Neue Beiträge zur Kenntnis der Stratigraphie und Paläontologie des deutschen Oberdevons. „Senckenbergiana“ Frankfurt a. M. **2**. S. 114—129. 2 Textf.
- Smith, J. P.**, 1919. The middle triassic marine invertebrate faunas of North America. U. S. Geol. Surv. Profess. Paper No. **83**. 148 S. Taf. 1—99.
- Spath, L. F.**, 1915. *Schlotheimia Greenoughi* J. Sowerby. Geol. Magazine. **11**. S. 97—102. Taf. 4.
- Spath, L. F.**, 1915. The development of *Tragophylloceras Loscombi*. Quart. Journ. Geol. Soc. **70**. S. 336—362. Taf. 48—50.
- Spath, L. F.**, 1919. Notes on Ammonites. IV. Geol. Mag. London. Dec. VI. **6**. S. 170—177.
- Spath, L. F.**, 1920. On Jurassic Ammonites from East Africa, Collected by Prof. J. W. Gregory. Geol. Mag. London. **57**.
- Steiger, P.**, 1914. Himalayan fossils. Additional notes on the Spiti shales. Paleontol. Indica. Calcutta Ser. 15. **4**. fasc. 5.
- Stolley, E.**, 1919. Die Hiboliten und Neohiboliten der unteren Kreide in der Lethaea geognostica. 12. Jahresb. Niedersächs. geol. Ver. Hannover. 20 S. 1 Doppeltf.



- Trueman, A. E.**, 1920. The Ammonite Siphuncle. *Geol. Mag.* **7**. S. 26 bis 31. 2 Textf.
- Zuffardi, P.**, 1914. Ammoniti liassiche dell' Aquilano. *Boll. soc. geol. ital.* **33**. S. 565—618. Taf. 10 u. 11.

### 9. Würmer und Arthropoden.

- Bather, F. A.**, 1919. The distribution of „*Terebella*“ cancellata. *Geol. Mag.* Dec. VI. **6**. S. 466.
- Bather, F. A.**, 1920. *Protoscolex latus*, a new „Worm“ from Lower Ludlow Beds. *Ann. and Mag. Nat. Hist. Ser. 9*. **5**. S. 124—132. 2 Textf.
- Bolton, H.**, 1917. The „Mark Stirrup“ collection of fossil Insects from the Coal Measures of Commentry (Allier). *Mem. a. Proc. Manch. Liter. a. Philos. Soc. Manchester*. **61**. p. 1. 32 S. 5 Taf.
- Bolton, H.**, 1917. The Blattold and other Insect remains from the South Staffordshire Coalfield. *Proc. Nat. Hist. a. Philos. Soc. Birmingham*. **14**. p. 2. S. 100—106. Taf. 7. 3 Text.
- Chapman, Fr.**, 1916. Foraminifera and Ostracoda from the Upper Cretaceous of Need's Camp Buffalo River, Cape Province. *Ann. South Afric. Mus.* London. **12**. S. 107—118. 2 Taf.
- Chapman, Fr.**, 1917. Monograph of the Foraminifera and Ostracoda of the Gingen Chalk. *Geol. Surv. West Austr. Perth. Palaeont. contrib.* S. VI. Bull. **72**. 51 S. 14 Taf.
- Cockerell, T. D. A.**, 1917. New tertiary Insects. *Proc. U. S. Nat. Mus.* Washington. **52**. S. 373—384. Taf. 31.
- Cockerell, T. D. A.**, 1917. Some fossil Insects from Florissant. *Proc. U. S. Nat. Mus.* Washington. **53**. S. 389—392.
- Field, R. M.**, 1915. On the validity of the genus *Plethopeltis*. *The Ottawa Naturalist*. S. 37—43.
- Jackson, J. U.**, 1919. Notes on the Myriopoda. *Geol. Mag.* Dec. VI. **1**. S. 406—410. Taf. 9.
- Joleaud, A.**, 1916. Essai sur l'évolution générale et la classification des Cirripèdes primitifs et pédonculés pourvus de plaques calcaires. *Ann. Mus. d'Hist. Nat. Marseille*. **15**. Mém. No. 5. 55 S. Taf. 5—8. Versch. Textf.
- Lameere, A.**, 1918. La vie des Insectes aux temps primaires. *Rev. gén. Sc.* Paris. **29**. S. 5—19.
- Lesne, P.**, 1918. La faune entomologique subfossile des tourbières sous-marines de Belle-Ile. *C. R. Ac. Sc. Paris*. **167**. S. 538—540.
- Meunier, F.**, 1914. Un Protoblattide et un Blattide du houiller de Commentry (Allier) [Orth.]. *Bull. Soc. Entom. de France*. Paris. No. 12. S. 388 bis 391. Taf. 4.
- Meunier, F.**, 1914. Un nouveau Protorthoptère (Orth.) du houiller de Commentry (Allier). *Bull. soc. ent. de France*. Paris. No. 11. S. 363 bis 364. Taf. 4. 1 Textf.
- Meunier, F.**, 1915. Nouvelles recherches sur quelques Insectes du Sannoisien d'Aix-en-Provence. *Bull. soc. geol. France*. (4) **14**. S. 187—200. Taf. 6 und 7.

- Moberg, C.**, 1914. Nya bidrag till Kännedomen om Sveriges Silureirripeder. Geol. Fören. Förhandl. **36**. S. 485—493. 1 Textf.
- Moberg, J. C.**, 1914. Om Svenska Silureirripeder. Middelände f. Lunds Geol. Faltklub. **7**. 20 S. 2 Taf.
- Rathbun, M. J.**, 1917. Description on a new species of Crab from the California Pliocene. Proc. U. S. Nat. Mus. Washington. **53**. S. 451 bis 452. Taf. 59.
- Raymond, P. E.**, 1920. The Pygidium of the Trilobite. Geol. Mag. **7**. S. 22—25.
- Reed, F. R. C.**, 1912—1916. Notes on the genus *Trinucleus*. Teil 1—4. Geol. Mag. London. Dec. V. **9**. S. 346—353, 385—394. Taf. 18—19. Dec. VI. **1**. S. 349—359. Taf. 33—39. **3**. S. 118—123, 264—276.
- Richter, Rud.**, 1919. Vom Bau und Leben der Trilobiten. I. Das Schwimmen. Senckenbergiana. **1**. S. 213—238. 8. Textf.
- Richter, Rud.**, 1920. Vom Bau und Leben der Trilobiten. II. Der Aufenthalt auf dem Boden. Der Schutz. Die Ernährung. Senckenbergiana. **2**. S. 23—43. 13 Textf.
- Schuchert, Ch.**, 1916. The earliest freshwater Arthropods. Proc. nat. Acad. of Sc. **2**. S. 726—733.
- Sellnick, M.**, 1918. Die Oribatiden der Bernsteinsammlung der Universität Königsberg i. Pr. Schriften der Phys. ökon. Ges. Königsberg i. Pr. **59**. Jahrg. S. 21—43. 1 Taf. 23 Textf.
- Trauth, Friedr.**, 1918. Über einige Krustazeenreste aus der alpin-mediterranen Trias. Ann. nat. Hofmuseum Wien. **32**. S. 172—192. 1 Taf. 1 Textf.
- Vickham, H. F.**, 1917. New species of fossil Beetles from Florissant, Colorado. Proc. U. S. Nat. Mus. Washington. **52**. S. 463—472. Taf. 37—39.
- Walcott, Ch. D.**, 1916. Cambrian Geology and Paleontology. III. No. 3: Cambrian Trilobites. Smiths miscell. Coll. Washington. **64**. S. 157 bis 258. Taf. 24—38.
- Walcott, C. D.**, 1916. Cambrian Geology and Paleontology. III. No. 4: Cambrian Trilobites. Smiths misc. coll. Washington. **64**. S. 259 bis 302. 15 Taf.
- Walcott, C. D.**, 1916. Cambrian Geology and Paleontology. III. No. 5: Cambrian Trilobites. Smiths miscell. coll. Washington. **64**. S. 303 bis 456. Taf. 45—67.
- Walcott, C. D.**, 1917. Cambrian Geology and Paleontology. IV. No. 2: The Albertella Fauna in British Columbia and Montana. Smith. miscell. coll. Washington. **67**. S. 9—59. Taf. 1—7.
- Walcott, C. D.**, 1917. Fauna of the Mount Whyte formation. Smiths misc. coll. Washington. **67**. S. 62—114. Taf. 8—13.
- Walcott, Ch. D.**, 1918. Cambrian Geology and Paleontology. IV. No. 4: Appendages of Trilobites. Smith. miscell. coll. **67**. S. 115—216. Taf. 14 bis 42.
- Withers, Th.**, 1914. A new Cirripede from the Cenoman Chalk marl of Cambridge. Geol. Mag. Dec. VI. **1**. S. 494—497. 6 Textf.
- Withers, Th.**, 1914. A remarkable new Cirripede from the Chalk of Surrey and Hertfordshire. Proc. Zool. Soc. London. S. 945—953. Taf. 1. 6 Textf.

- Withers, Th.**, 1914. Some Cretaceous and Tertiary Cirripedes referred to Pollicipes. *Ann. and Mag. Nat. Hist. Ser. 8*, **14**. S. 167—206. Taf. 7, 8. 5 Textf.
- Withers, Th.**, 1915. Some Palaeozoic fossils referred to the Cirripedia. *Geol. Mag. Dec. V*. **2**. S. 112—123. 7 Textf.
- Withers, Th.**, 1918. Some Pelecypod shell-fragments described as Cirripedes. *Geol. Mag. Dec. VI*. **5**. S. 168—173. 7 Textf.
- Withers, Th.**, 1920. The Cirripede genus *Stramentum* (Loricula): its history and structure. *Ann. and Mag. Nat. Hist. Ser. 9*, **5**. S. 65—84. Taf. 3, 4. 2 Textf.

### 10. Wirbeltiere.

- Bate, D.**, 1914. The Pleistocene ossiferous deposits of the Balearic Islands. *Geol. Mag. London. Dec. VI*. **1**. S. 327—345. 2 Karten. 1 Textf.
- Hernandez-Pacheco, Ed.**, 1914. Los vertebrados terrestres del Mioceno de la Peninsula iberica. *Real. Soc. esp. d. Hist. nat. Madrid*. **9**. 46 S.
- Lull, R. S.**, 1918. Fossil Footprints from the Grand Cañon of the Colorado. *Amer. Journ. Sc. New-Haven*. **45**. S. 337—346. Taf. 1—3.
- Matthew, W. D.** Hitherto unpublished plates of tertiary Mammalia and Permian Vertebrata, prepared under the direction of E. D. Cope for the U. S. geol. Surv. of the Territories, with descriptions of Plates. *Amer. Mus. of Nat. Hist. Monogr. sér. 2*. 68 Taf.
- Osborn, H. F.**, 1915. Origin of single characters as observed in fossil and living animals and plants. *The Americ. Nature*. **49**. No. 580. S. 193 bis 339. 10 Textf.
- Priem, F.**, 1914. Sur des vertébrés du Crétacé et de l'Eocène d'Egypte. *Bull. soc. géol. France. (4)* **14**. S. 366 ff. Taf. 10. 3 Textf.
- Stoyanow, A.**, 1915. Sur des débris d'Arnie des dépôts tertiaires du système de l'arête Nanrak, district de Zaïssan. *Bull. Com. géol. Petersburg*. **34**. S. 487—508. Taf. 15—17. (Russisch und französisch.)
- De Stefano, G.**, 1916. Il valore sistematico a filogenetico del sistema dentario nella determinazione degli Elasmobranchi fossili. *Boll. Soc. geol. ital.* **35**. S. 1—23.
- Teilhard de Chardin, P.**, 1915. Les Carnassiers des phosphorites du Quercy. *Annales de Paléontologie*. Paris.

### 11. Fische.

- Andersson, E.**, 1916. Beschreibung einiger Fischreste aus Madagaskar und Siam. *Uppsala, Bull. geol. Inst.* **13**. S. 227—232. 1 Taf.
- Andersson, E.**, 1916. Über einige Trias-Fische aus der Cava Trefontane, Tessin. *Uppsala, Bul. geol. Inst.* **15**. S. 13—34. 3 Taf. 7 Textf.
- Canavari, M.**, 1916. Descrizioni di un notevole esemplare di *Ptychodus* Ag., trovato nel calcare bianco della creta superiore di Gallio rei Sette Comuni (Veneto). *Palaeontogr. ital. Pisa*. 68 S. 10 Taf. 4 Textf.
- Canestrelli, G.**, 1915. Di un altro Teleosteo fossile nel Senoniano di Vernasso. *Atti Soc. Tosc. Sc. Nat. Florenz.* **24**. 5 S.



- Chapman, F.**, 1917. New or little-known Victorian fossils in the National Museum. Part XX: Some tertiary Fish-teeth. Proc. Roy. Soc. Victoria. Melbourne. **29**. (New ser.) II. S. 134—141. Taf. 9.
- Chapman, Fr.**, 1917. Now or little known Victorian Fossils in the National Museum: Part XXI. Some Tertiary Cetacean remains. Proc. Roy. Soc. Vict. Melbourne. **30**. (New ser.) S. 32—43. Taf. 4 u. 5.
- d'Erasmus, G.**, 1915. La fauna e l'età dei calcari a ittioliti di Pietraroia. Palaeontogr. ital. Pisa. **21**. S. 31—53. 13 Taf. 36 Textf.
- De Stefano, G.**, 1915. Sopra alcuni ittiodontoliti dei fosfati di Kalaa-Dijerda in Tunisia. Boll. Soc. Geol. Ital. **34**. S. 263—272. Taf. 12.
- De Stefano, G.**, 1917. Alcuni nuovi pesci fossili del Terziario italiano. Boll. Soc. Geol. Ital. **36**. S. 189—204. Taf. 9.
- Eastman, C. R.**, 1914. Catalogue of fossil fishes from the lithographic stone of Cerin. Mém. Carnegie Mus. Pittsburgh. **10**. Teil III. 4 Taf.
- Eastman, C. R.**, 1914. Descriptive catalogue of fossil fishes from the lithographic stone of Solenhofen, Bavaria. Mem. Carnegie Mus. Pittsburgh. **6**. Teil 4. Taf. 57—73.
- Eastman, C. R.**, 1915. Dipterus remains from the upper Devonian of Colorado. Ann. Carnegie Mus. Pittsburgh. **9**. S. 279—283.
- Eastman, C. R.**, 1915. Notes on triassic fishes belonging to the families Catopteridae and Semionotidae. Ann. Carnegie Mus. Pittsburgh.
- Eastman, Chs. R.**, 1916—17. A bibliography of Fishes, by Bashford Dean. Bull. Amer. Nat. Hist. New York. **1**. XII + 718 S. **2**. VI + 702 S.
- Eastman, C. R.**, 1917. Fossil Fishes in the collection of the United States National Museum. Proc. U. S. Nat. Mus. Washington. **57**. S. 235 bis 304. 23 Taf. 9 Textf.
- Hennig, E.**, 1918. Über *Ptycholepis bollensis* Ag. Jahresb. f. vaterl. Naturk. **74**. S. 173—182. Taf. III.
- Hennig, E.**, 1920. Ein *Cladodus*-Fund im mitteldeutschen Devon. Centralbl. f. Min. etc. S. 16—21. 1 Textf.
- Hussakof, L.**, 1916. The Lungfish remains of the Coal Measures of Ohio, with special reference to the supposed Amphibian *Eurithorax* of Cope. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York. **35**. S. 127—133. 7 Textf.
- Hussakof, L.**, 1916. A new pycnodont Fish, *Coelodus syriacus*, from the Cretaceous of Syria. Bull. Amer. Mus. nat. Hist. New York. **35**. S. 135—137. 2 Textf.
- Hussakof, L.**, 1917. Fossil Fishes collected by the American Museum Congo Expedition. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York. **37**. S. 761 bis 767. 7 Textf. Taf. 88.
- Lambe, L. M.**, 1916. Ganoid Fishes from near Banff, Alberta. Trans. roy. soc. of Canada. Ottawa. ser. III. **10**. S. 35—204. 3 Taf.
- Pieragnoli, L.**, 1916. Selaci eocenici di Toscana. Riv. ital. di Pal. Parma. **22**. S. 41—54. Taf. 1.
- Priem, F.**, 1915. Sur des Otolithes de poissons fossiles des terrains tertiaires supérieurs du Sud-Ouest de la France. Bull. soc. géol. France. (4) **14**. S. 244—272. 64 Textf.

- Priem, F.**, 1916. Sur des Poissons fossiles, et en particulier, des Siluridés du Tertiair supérieur et des couches récentes (Égypte et région du Tchad). Mém. soc. géol. France, Paléontol. **21**. Mém. 49. S. 1—10. Taf. 1—5.
- Priem, F.**, 1916. Sur des Poissons fossiles des terrains d'eau douce et d'eau saumâtre de France et de Suisse. Mém. soc. géol. France, Paléontol. **21**. Mém. 50. S. 1—16. Taf. 1—4.
- Principi, P.**, 1920. Ittiofauna fossile dell'Italia centrale. Boll. soc. geol. ital. **39**. S. 85—110. Taf. 5.
- Rogers, J. und Woodward, A. S.**, 1919. Fossil Fishes in the devonian rocks of North Devon. Geol. Mag. März.
- Savornin, M. J.**, 1915. Les Pycnodontes éocènes de l'Algérie. A. F. A. S. Congrès du Havre en 1914. S. 368—377. 5 Textf.
- Stensiö, E. A. Sohn.**, 1919. Notes on a Crossopterygian Fish from the upper Devonian of Spitzbergen. Bull. geol. Inst. Univ. Upsala. **16**. S. 115 bis 124. Taf. 4—6. 2 Textf.
- Stolley, E.**, 1920. Beiträge zur Kenntnis der Ganoiden des deutschen Muschelkalkes. Palaeontogr. **63**. S. 25—86. Taf. 10—12.
- Vidal, L. M.**, 1915. Nota geologica y paleontologica sobre el jurassico superior de la provincia de Lérida. Bol. Inst. geol. de España. Madrid. **43** S. 6 Taf. 19 Textf.
- Weiler, W.**, 1920. Die Septarientonfische des Mainzer Beckens. Eine vorläufige Mitteilung. Jahrb. d. Nassauischen Ver. f. Naturkunde. **72**. 15 S.

## 12. Amphibien und Reptilien.

- Andrews, C. W.**, 1915. Mounted skeleton of Ophthalmosaurus icenicus. Geol. Mag. London. Dec. VI. **2**. S. 145. Taf. 5.
- Andrews, C. W.**, 1915. Fore-paddle of Metriorhynchus from the Oxford Clay of Peterborough. Geol. Mag. Dec. VI. **2**. S. 444—447. 2 Textf.
- Brown, B.**, 1914. Anchiceratops, a new genus of horned Dinosaurs from the Edmonton Cretaceous of Alberta, with discussion of the Ceratopsian crest and the brain-cast of Anchiceratops and Trachodon. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. New York. **38**. S. 539—548.
- Brown, B.**, 1914. A complete skull of Monoclonius from the Belly River Cretaceous of Alberta. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. New York. **38**. S. 549 bis 558.
- Brown, B.**, 1914. Corythosaurus casnarius, a new crested Dinosaur from the Belly River Cretaceous, with provisional classification of the family Trochodontidae. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. New York. **38**. S. 559 bis 565.
- Brown, B.**, 1914. Leptoceratops, a new genus of Ceratopsia from the Edmonton Cretaceous of Alberta. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. New York. **38**. S. 567—580.
- Broom, H.**, 1915. On the Dinosaur of the Stormberg, South Africa. Ann. of the South Africa. Ann. of the South Africa Museum. London. **7**. Part. IV. S. 291—307. Taf. 14—18.
- Brown, B.**, 1916. A new crested Trachodont Dinosaur, Prosaurolophus maximus. Bull. Amer. Mus. New York. **35**. S. 701—708. 5 Textf.

- Brown, B.**, 1916. *Corythosaurus Casuarius*: Skeleton, musculature and epidermis, second paper. Bull. Am. Mus. New York. **38**. S. 709 bis 716. 9 Taf.
- Camp, Chs. L.**, 1917. An extinct Toard from Rancho la Brea. Univ. Calif. Public. Berkeley Bull. dep. Geol. **10**. S. 287—292. 3 Textf.
- De Angelis d'Ossat, G.**, 1919. Sulla geologia della provincia di Roma. XV. Vertebrati fossili nella lignite presso S. Cosimato (Valle dell'Aniene). Boll. Soc. geol. ital. **38**. S. 34—37.
- Del Campana, D.**, 1917. Sopra alcuni resti di *Testudo graeca* Linn. nel Quaternario di Monsummano. Riv. Ital. di Paleontol. Parma. **13**. Fasc. I—II. 3 S.
- Del Campana, D.**, 1917. Resti di „*Testudo*“ nel Miocene superior di Capudjlar presso Salonico. Boll. Soc. Geol. Ital. Rom. **36**. S. 69—78. Taf. 4 bis 5.
- Del Campana, D.**, 1919. Uova fossili di *Chelonio* nel Miocene superiore di Capudjlar presso Salonico. Boll. soc. geol. ital. **38**. S. 1—6. Taf. 1.
- Gilmore, Ch. W.**, 1918. A newly mounted skeleton of the armored Dinosaur, *Stegosaurus stenops* in the United States National Museum. Proc. U. S. Nat. Mus. Washington. **54**. S. 383—390. Taf. 52—53.
- Gomes, J. P.**, 1916. Descoberta de rastos de Saurios gigantescos no jurassico do Cabo Mondego. Comm. Serv. geol. Port. Lissabon. **11**. 2 Taf.
- Haughton, S. H.** Investigations on South African fossil Reptiles and Amphibia. Ann. S. Afr. Mus. London. **12**. S. 47—63. Taf. 8—9.
- Haughton, S. H.**, 1919. A review of the Reptilian fauna of the Karroo System of South Africa. Trans. Geol. Soc. South Africa. **22**. S. 1 bis 25. 4 Textf.
- Hooley, R. W.**, 1914. On the Ornithosaurian genus *Ornithocheirus* with a review of the Specimen from the Cambridge Greensand in the Sedgwick Museum, Cambridge. Ann. and Mag. Nat. Hist. London.
- Huene, F. von**, 1915. The Skull elements of the Permian Tetrapoda on the American Museum of Natural History, New York. Bull. Americ. Mus. Natur. Hist. New York. **32**.
- Huene, F. von**, 1919. Bilder aus der paläontologischen Universitätsammlung in Tübingen.
1. Ein neu aufgestelltes Skelett von *Dimetrodon* aus dem älteren Perm von Texas. Taf. VI.
  2. Sauropoden. Taf. VII.
  3. Mosasaurier. Taf. VIII.
- Jahresb. Ver. f. vaterl. Naturk. **75**. S. 177—184.
- Huene, F. von**, 1920. Ein Telerpeton mit gut erhaltenem Schädel. Centralbl. f. Min. etc. S. 183—192. 3 Textf.
- Lambe, L. M.**, 1914. On a new genus and species of Carnivorous Dinosaur from the Belly River formation of Alberta, with a description of the skull of *Stephanosaurus marginatus*, n. g. from the same horizon. Ottawa naturalist. **28**. S. 13—20. Taf. 1.
- Lambe, L. M.**, 1915. On *Eoceratops canadensis*, gen. nov., with remarks on other genera of cretaceous horned Dinosaurs-*Eoceratops*. Mem. Mus. Bull. Ottawa. 9 Taf.



- Lambe, L. M.**, 1917. On *Cheneosaurus tolmanensis*, a new genus and species of Trachodont Dinosaur from the Edmonton Cretaceous of Alberta. The Ottawa Naturalist. **30**. S. 117—123. Taf. 6—7.
- Lull, R. Sw.**, 1915. Sauropoda and Stegosauria of the Morrison of north America compared with those of Europe and Eastern Africa. Bull. geol. soc. America.
- Lull, R. Sw.**, 1919. The Sauropod Dinosaur *Barosaurus* Marsh. Redescription of the type specimens in the Peabody Museum Yale University. Mem. Connecticut Acad. of Arts and Sciences. **6**. 42 S. 7 Taf. 10 Textf.
- Matsumoto, H.**, 1918. On a new fossil *Trionyx* from Hokkaido. The science reports Tōhoku imp. Univers. Sendai, Japan. Sec. ser. (Geology). **3**. S. 57—60. Taf. 21.
- Matsumoto, H.**, 1918. A contribution to the morphology, palaeobiology and systematic of *Demnostylus*. The science reports Tōhoku imp. Univers. Sendai, Japan, sec. ser. (Geology). **3**. S. 61—74. Taf. 22.
- Matthew, W. D.**, 1916. Dinosaurs. New York. 1 Bd. 8 Taf.
- Mehl, M. G.**, 1916. *Caimanoideus Visleri*, a new crocodilian from the Oligocene of South Dakota. Journ. Geology. New York. **24**. S. 45—56. 4 Textf.
- Mehl, M. G.**, 1916. New or little known *Phytosaurus* from Arizona. Bull. Univers. of Oklahoma.
- Mehl, G. und Schwartz, G. M.**, 1916. The Triassic fossil bearing horizons near Wingate, New Mexico. Bull. Univers. of Oklahoma.
- Riabini, M. A.**, 1915. Note sur un *Pélycosaurien* des dépôts permo-carbonifères de l'Oural (Russ. m. franz. Res.). Bull. Com. géol. Petersburg. **34**. S. 385—397. Taf. 11.
- Sauvage, H. E.**, 1915. Catalogue des Reptiles jurassiques de Boulonnais. Bull. Soc. Acad. Boulogne-sur-mer.
- Seidlitz, W. v.**, 1920. *Trematosaurus Fuchsii*, ein Labyrinthodont aus dem thüringischen Buntsandstein. Palaeontogr. **63**. S. 87—96. Taf. 13 und 14. 12 Textf.
- Vidal, L. M.**, 1915. Nota geologica y paleontologica sobre el jurassico superior de la provincia de Lérida. Bol. Inst. geol. de España. Madrid. 43 S. 6 Taf. 19 Textf.
- Watson, M. S.**, 1919. The structure, evolution and origine of the Amphibia. The „orders“ *Rachitomi* and *Stereospondyli*. Phil. Trans. Roy. Soc. London. ser. B. **209**. S. 1—73. Taf. 1 und 2.
- Wiman, C.**, 1916. Notes on the marine triassic Reptile fauna of Spitzbergen. Univ. of Calif. publ. Bull. of Geol. Berkeley. **10**. S. 63—73. 5 Textf.
- Wiman, C.**, 1919. Ein Archosaurier aus der Trias Spitzbergens. Bull. geol. Inst. Univ. Upsala. **16**. S. 81—85. 4 Textf.
- Wiman, C.**, 1919. Über Gehirn und Sinnesorgane bei *Tremataspis*. Bull. geol. Inst. Univ. Upsala. **16**. S. 86—95. 7 Textf.

### 13. Vögel.

- Gregory, W. K.** Theories of the origin of Birds. New York Acad. of Sc. **27**. S. 31—38.

- Miller, L. H.**, 1916. A review of the species *Pavo californicus*. Univ. Calif. publ. Bull. Geol. Berkely. **9**. S. 89—96. 2 Textf.
- Miller, L. H.**, 1916. The Owl remains from Rancho la Brea. Univ. Californ. Publ. Bull. Dep. Geol. Berkeley. **10**. S. 97—104.
- Miller, L. H.**, 1916. Two vulturine raptors from the Pleistocene of Rancho la Brea. Univ. Calif. public. Bull. Geol. Berkeley. **9**. S. 105—109. 3 Textf.
- Shufeldt, R. W.**, 1918. Fossils remains of what appears to be a Passerine Bird from the Florissant shales of Colorado. Proc. U. S. Nat. Mus. **53**. S. 453—455. Taf. 60—61.
- Stirling, E. C.**, 1913. Fossil remains of lake Callabonna, part 4.  
 1. Description of some further remains of *Genyornis Newtoni*.  
 2. On the identity of *Phascolumys* (*Phascolonus*) *gigas* Owen, and *Sceparnodon Ramsayi* Owen, with a description of some its remains. Mem. roy. Soc. South Austr. Adelaide. **1**. S. 111—178. Taf. 36—58.

#### 14. Säugetiere.

- Airaghi, C.**, 1914. L'Elefante del Bacino di Lefte in val Seriana (*Elephas meridionalis* Nesti). Atti Soc. ital. Sc. Nat. Pavia. **52**. S. 165—178. 1 Doppeltaf.
- Ameghino, C.** Le Pyrotherium, l'étage pyrothérée et les couches à Noto-stylops. Bull. Soc. Physis. Buenos Aires. F. **1**. S. 446—460.
- Andree, Jul.**, 1920. Rhinocerotiden aus dem Unterpliozän von Samos. Palaeontolog. Zeitschr. **3**. S. 189—212. 3 Taf. 6 Textf.
- Andrews, C. W.**, 1915. Note on the mounted skeleton of *Myotragus balearicus* Bate. Geol. Mag. London. Dec. VI. **2**. S. 337—339.
- Andrews, C. W.**, 1915. Note on a mounted skeleton of a „Gazelle-Camel“ *Stenomylus Hitchcocki* Loomis. Geol. Mag. London. Dec. VI. **3**. S. 1—2. 1 Taf.
- Bate, D.**, 1916. On a small collection of Vertebrate remains from the Har-Dalam Cavern, Malta; with note on a new species of the genus *Cygnus*. Proc. Zool. Soc. London. S. 421—430.
- Broom, R.**, 1915. On a large extinct Species of *Bubalus*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York. **39**.
- Butterworth, E. M.**, 1916. A new Mustelid from the Thousand Creek Pliocene of Nevada. Univ. Californ. Publ. Bull. Dep. Geol. Berkeley. **10**. S. 21—24.
- Buwalda, J. P.**, 1914. A proboscidean tooth from the Truckee beds of Western Nevada. Univ. Calif. Bull. Dep. Geol. Berkeley. **8**. S. 305 bis 308. 1 Textf.
- Buwalda, J. P.**, 1916. New Mammalian fauna from Miocene Sediments near Tehachappi Pars in the Southern Sierra Nevada. Univ. of Californ. Publ. Bull. Dep. Geol. Berkeley. **10**. S. 75—85.
- Chandler, A. C.**, 1916. A study of the skull and dentition of *Bison antiquus* with special reference to material from the Pacific Coast. Univ. Californ. Publ. Bull. Dep. Geol. Berkeley. **10**. S. 121—135.
- dal Piaz, G.**, 1916. Gli Odontoceti del Miocene bellunese. Mem. Ist. Geol. Univ. Padua. **4** u. **5**. 5 Teile. VII + 177 S. 20 Taf. 31 Textf.

- de Angelis d'Ossat, G., 1918. Rinvenimento di mammiferi fossili nel Pliocene lacustre e salmastro umbro. Boll. Soc. geol. ital. **37**. S. XXXIX—XL.
- Del Campana, D., 1917. Resti di „Canis“ nel Pliocene lacustre presso Chiusi. Boll. Soc. Geol. Ital. **36**. S. 37—44. Taf. 3.
- De Stefano, G., 1915. Sopra alcuni molarî elefantini fossili Americani. Boll. Soc. Geol. Ital. **34**. S. 209—218. Taf. 11.
- Dupuy de Lome, D. E. u. Fernandez de Caleyâ, D. C., 1918. Nota a cerca de un yccimiento de Mammiferos fossiles en el rincon de Ademux (Valencia). Boll. Inst. Geol. de Espana. 2. ser. **19**. 40 S. 6 Taf.
- Dupuy de Lome, D. E. u. Fernandez de Caleyâ, D. C., 1918. Mammifères fossiles de Valence. Bull. Inst. Géol. d'Espagne. **19**. 2. Ser.
- Fabiani, R., 1914. Nota preventina sui Mammiferi Quaterni della regione Veneta. Atti Acad. Sc. Ven. Trent. I. J. N. Padua. **12**. 1 S.
- Fabiani, R., 1914. Cenni sugli avanzi di Mammiferi Quaternari posseduti dal Museo di Verona. Madonna Verona. Padua. **8**. S. 140—144. 2 Fig.
- Forster-Cooper, C., 1915. New genera and species of Mammals from the Miocene deposits of Baluchistan. Preliminary Notice. Ann. and Mag. Nat. Hist. London. ser. VIII. **16**. S. 404—410. 5 Textf.
- Gaillard, Cl., 1915. Nouveau genre de Musaraignes dans les dépôts miocènes de la Grive St.-Alban (Isère). Ann. Soc. linn. de Lyon. **62**. S. 83—98.
- Gidley, J. W., 1915. An extinct Marsupial from the Fort Union. with notes on the Myrmecobiidae and other families of this group. Proc. U. S. Nat. Mus. Wash. **48**. S. 395—482. 1 Taf.
- Gidley, J. W., 1917. Notice of a new paleocene Mammal, a possible relative of the Titanotheres. Proc. U. S. Nat. Mus. Wash. **52**. S. 431—435. Taf. 36.
- Gregory, W. K., 1916. Studies on the evolution of the Primates. Bull. Amer. Mus. nat. Hist. **35**. S. 239—355. 1 Taf. 18 Textf.
- Hay, O. P., 1915. Contributions to the knowledge of the Mammals of the Pleistocene of North America. Proc. U. S. Nat. Mus. Wash. **48**. S. 515—575. Taf. 30—37.
- Hay, O. P., 1917. Description of a new species of Mastodon, Gomphotherium elegans, from the Pleistocene of Kansas. Proc. U. S. Nat. Mus. **53**. S. 219—221. Taf. 26.
- Hay, O. P., 1917. Description of a new species of extinct Horse, Equus Lambei, from the Pleistocene of Yukon territory. Proc. U. S. Nat. Mus. Wash. **53**. S. 435—443. Taf. 56—57.
- Hernandez-Pacheco, E., 1914. Un nuevo grupo de Cervicornios miocenos. Rev. Real. Acad. Ciencias ex. fis. et natur. Madrid. **40** S. 18 Textf.
- Hernandez-Pacheco, E., 1919. Los caballos del Cuaternario superior segun el arte paleolithico. Madrid. **27** S. 28 Textf.
- Jackson, J. W., 1915. Notes on Degeneration in te teeth of Oxen and Sheep. Ann. Mag. Nat. Hist. London. **15**. S. 291—295.
- Joleaud, L., 1914. Sur le Cervus (Megaceroides) Algericus Lydekker. C. R. séances Soc. Biol. Marseille. **7**. Taf. 76.
- Joleaud, L., 1914. Sur l'âge des Eléphants quaternaires d'Algérie. Bull. Soc. Hist. nat. Afr. Nord Alger. **10**. S. 130—134.



- Joleaud, L.**, 1916. *Cervus* (Megaceroides) Algericus Lydd. Rec. et Notices Soc. Archéol. de Constantine. **49**. 67 S. 3 Taf.
- Joleaud, L.**, 1919. Sur les migrations à l'époque néogène des Hipparion, des Hippotraginés et des Tragelaphinés. C. R. Ac. Sci. Paris. **168**. S. 310—312.
- Joleaud, L.**, 1919. Sur les migrations des Genres *Hystrix*, *Lepus*, *Anchitherium* et *Mastodon* à l'époque néogène. C. R. Ac. Sci. Paris. **168**. S. 412—414.
- Matsumoto, H.**, 1915. On some fossil Mammals from Sze-chuan, China. The science reports Tôhoku imp. Univers. Sendai, Japan. Second ser. (Geology). **3**. S. 1—28. Taf. 1—10. 4 Textf.
- Matsumoto, H.**, 1915. On some fossil Mammals from Ho-nan, China. The science reports Tôhoku imp. Univers. Sendai, Japan. Second ser. (Geology). **3**. S. 29—38. Taf. 11—15.
- Matsumoto, H.**, 1915. On some fossil Mammals from Tsukinoki, Ugo. The science reports Tôhoku imp. Univers. Sendai, Japan. Sec. ser. (Geology). **3**. S. 39—48. Taf. 16—19.
- Matsumoto, H.**, 1918. On a new archetypal fossil Elephant from Mt. Tomuro, Kaga. The science reports Tôhoku imp. Univers. Sendai, Japan. Sec. ser. (Geology). **3**. S. 51—56. Taf. 20. 3 Textf.
- Matsumoto, H.**, 1918. On a new archetypal fossil Ceroid from the Province of Mino. The science reports Tôhoku imp. Univers., Sendai, Japan. Sec. ser. (Geology). **3**. S. 75—82. Taf. 23. 1 Textf.
- Matsumoto, H.**, 1918. On some fossil Bisontines of Eastern Asia. The science reports Tôhoku imp. Univers. Sendai, Japan. Sec. ser. (Geology). **3**. S. 83—102. Taf. 24—34. 3 Textf.
- Matthew, W. D.**, 1916. New Sirenian from the Tertiary of Porto Rico, West Indies. New York Acad. Sc. **27**. S. 23—29. 1 Textf.
- Matthew, D.**, 1916. A marsupial from the Belly River Cretaceous, with critical observations upon the affinities of the cretaceous Mammals. Bull. Amer. Mus. nat. Hist. New York. **35**. S. 477—500. 5 Taf. 4 Textf.
- Matthew, W. D.**, 1917. Absence of the Pollex in Perissodactyla. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York. **37**. art. 21. S. 573—577.
- Matthew, D. und Granger, W.**, 1915. A revision of the lower Eocene Wasatch and Wind River Faunas. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. New York. **34**. S. 1—103.
- Meli, R.**, 1915. Brevi notizia intorno ad alcune ossa elefantine rinvenute presso la stazione ferroviaria di Sezze nella palude Pontina. Boll. soc. geol. ital. **34**. S. 527—536.
- Meli, R.**, 1919. Rinvenimento di resti fossili di un elefante nell' interno dell' città di Roma. Atti d. Pont. Acc. Rom. Linc. **49**. S. 141—149.
- Merriam, J. C.**, 1914. The occurrence of tertiary Mammalian remains in North-eastern Nevada. Univ. Calif. Bull. Dep. Geol. **8**. S. 275—281.
- Merriam, J. C.**, 1915. An occurrence of Mammalian remains in a Pleistocene lake deposits at Astor Pass, near Pyramid Lake Nevada. Univ. Calif. S. S. 387—384. 3 Textf.
- Merriam, J. C.**, 1915. New species of the Hipparion group from the Pacific Coast and Great Basin Provinces of North America. Univ. Californ. Publ. Bull. Dep. geol. Berkeley. **9**. S. 1—8.

- Merriam, J. C.**, 1915. New Horses from the Miocene and Pliocene of California. Univ. Californ. Publ. Bull. Dep. Geol. Berkeley. **9**. S. 49—58.
- Merriam, J. C.**, 1916. Mammalian remains from the Chanac formation of the Tejon Hills, California. Univ. Californ. Publ. Bull. Dep. Geol. Berkeley. **10**. S. 111—127.
- Merriam, J. C.**, 1916. Mammalian remains from a late Tertiary formation at Tronsède, Oregon. Univ. Californ. Publ. Bull. Dep. Geol. Berkeley. **10**. S. 129—135.
- Merriam, J. C.**, 1916. Relationship of Equus to Plihippus suggested by characters of a new species from the Pliocene of California. Univ. Calif. Publ. Bull. Dep. Geol. Berkeley. **9**. S. 525—534.
- Merriam, J. C.**, 1916. Tertiary vertebrate fauna from the Cedar Mountain Region of Western Nevada. Univ. Californ. Publ. Bull. Dep. geol. Berkeley. **10**. S. 161—198.
- Merriam, J. C., Stock, Ch. u. Moody, L.**, 1916. An American pliocene Bear. Univ. Californ. Publ. Bull. Dep. Geol. Berkeley. **10**. S. 87—109.
- Newton, E. T.**, 1916. Trogontherium of the Pleistocene of Copford (Essex). Geol. Mag. London. Dec. VI. **3**. S. 322—323.
- Osborn, H. F.**, 1913. Lower eocene Titanotheres, genera Lamddotherium, Eotitanops. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. New York. **32**. art. 21. S. 407 bis 415.
- Osborn, H. F.**, 1916. The new Oligocene Titanotheres. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York. **35**. S. 721—723.
- Osborn, H. F.**, 1919. Seventeen skeletons of Moropus; probable Habits of this animal. Proc. nat. Ac. Sc. U. S. **5**. S. 250 ff.
- Osborn, H. F.**, 1917. Equidae of the Oligocene, Miocene and Pliocene of North America. Iconographic Type Revision. Mem. Amer. Mus. Nat. Hist. New York. 200 S. 54 Taf. 173 Textf.
- Osborn, H. F.**, 1919. Palaeomastodon, the ancestors of the longjawed Mastodons only. Proc. nat. Ac. Sc. U. S. **5**. S. 265 ff.
- Pilgrim, G. E.**, 1914. Further description of Indarctos salmontanus, the new genus of Bear from the Middle Siwaliks, with some remarks on the fossil Indian Ursidae. Rev. Geol. Surv. India. Calcutta. **44**. Part 3. S. 225—233. 1 Taf.
- Pilgrim, G. E.**, 1914. Description of teeth referable to the Lower-Siwalik Creodont genus Dissopsalis. Rec. Geol. Surv. India, Calcutta. **44**. Part 4. S. 265—279. 1 Taf. 2 Textf.
- Pilgrim, G. E.**, 1915. New Siwalik Primates and their bearing on the question of the evolution of Man and the Anthropeidea. Rec. geol. Surv. India, Calcutta. **45**. S. 1—74. Taf. 1—4.
- Pilgrim, G. E.**, 1915. Note on the new feline genera Sivaelurus and Paramachaerodus and on the possible survival of the subphylum in modern times. Rec. geol. Surv. India, Calcutta. **45**. S. 138—155. Taf. 5 u. 6.
- Pilgrim, G. E.**, 1915. The dentition of the tragulid genus Dorcabune. Rec. geol. Surv. India, Calcutta. **45**. S. 226—238. Taf. 21—23.
- Portis, A.**, 1917. Il rinvenimento di Ovis antiqua Pommerol in territorio di Roma. Boll. Soc. geol. ital. **36**. S. 223—322. Taf. 10.

- Portis, A.**, 1920. Elenco delle specie di Cervicorni fossili in Roma e attorno a Roma. Boll. soc. geol. ital. **39**. S. 132—139.
- Repelin, J.**, 1917. Etudes paléontologiques dans le Sud-Ouest de la France (Mammifères). Les Rhinocérotes de l'Aquitainien supérieur de l'Agenais (Laugnac). Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille. **16**. 48 S. Taf. 1—14.
- Romero, A. A.**, 1915. El origen del Catallo en America. In: „La obra de Florentino Ameghino“ Buenos Aires. Kap. 7 u. 8. S. 35—44.
- Schuch, F.**, 1913/14. Die subfossilen Säugetierreste der nordwestdeutschen Moore. Jahrb. d. Männer vom Morgenstern. **16**. 11 S.
- Stephanescu, S.**, 1919. Sur l'application pratique de la racine des molaires des Eléphants et des Mastodontes. C. R. Ac. Sc. Paris. **168**. S. 1329.
- Stock, Ch.**, 1914. Nothrotherium and Megalonyx from the Pleistocene of California. Univ. Calif. Bull. Dep. Geol. Berkeley. **8**. S. 319—334. 6 Textf.
- Stock, Ch.**, 1914. Skull and dentition of the Mylodon sloths of Rancho-la-Brea. Univ. Calif. Bull. Dep. Geol. Berkeley. **8**. S. 319—334. 6 Textf.
- Stock, Ch.**, 1916. Recent studies on the skull and dentition of Nothrotherium from Rancho-la-Brea. Univ. Californ. Publ. Bull. Dep. Geol. Berkeley. **10**. S. 137—164.
- Stock, Ch.**, 1917. Further observations on the skull structure of Mylodont sloths from Rancho La Brea. Univ. Calif. Public. Bull. Geol. Berkeley. **10**. S. 165—178. Taf. 3—4.

### 15. Mensch.

- Branca, W.**, 1914. Der Stand unserer Kenntnisse vom fossilen Menschen. 2. veränd. Ausg. m. Nachtrag von H. Stremme. Berlin-Leipzig. 116 S. 13 Abb.
- Paudler, F.**, 1917/18. Cro-Magnon-Studien. Anthropos. Mödling-Wien **12/13**. S. 641—694.
- Perez de Barradas, J.**, 1918. Nuevos yacimientos paleolíticos de superficie de la provincia de Madrid. Bol. Soc. esp. Hist. nat. **19**. S. 212—215.
- Pilgrim, G. E.**, 1915. New Siwalik Primates and their bearing on the question of the evolution of Man and the Anthropeidea. Rec. Geol. Surv. India, Calcutta. **45**. S. 1—74. Taf. 1—4.
- Ramström, M.**, 1919. Der Piltdown-Fund. Bull. Geol. Inst. Univ. Upsala. **16**. S. 261—304. 12 Textf.
- Vallois, H.**, 1919. Sur quelques caractères du fémur de Pithécanthrope. C. R. Ac. Sc. Paris. **168**. Nr. 14.

### 16. Pflanzen.

- Arber, A.**, 1914. An anatomical study of the palaeozoic cone genus Lepistrobis. Transact. Linn. Soc. London. 2. ser. Bot. **8**. S. 205—238. Taf. 21—27.
- Beck, R.**, 1917. Alethopteris Pfeilstickeri, ein neuer Farn aus dem Oberkarbon von Lugau-Ölsnitz. Abh. naturw. Ges. Isis. Dresden. S. 3 bis 28. 3 Textf.
- Berry, Edw. W.**, 1916. The Flora of the Catahoula Sandstone. U. S. geol. Surv. Washington. Prof. Paper. **98**. M. S. 227—243. Taf. 55—60.



- Berry, Edw. B.**, 1917. The fossil plants from Vero, Florida. Annual rep. Florida state geol. Surv. **9**. S. 19—33.
- Berry, Edw. W.**, 1918. Fossil plants from the late tertiary of Oklahoma. Proc. U. S. Nat. Mus. Washington. **54**. S. 627—636. Taf. 94—95.
- Berry, Edw. W.**, 1920. Fossil plants from the late cretaceous of Tennessee. Proc. Nat. Acad. of Sciences U. S. Am. Washington. **6**. S. 333—334.
- Bertrand, P.**, 1914. Etude du stope de l'*Asteropteris noveberacensis*. Congrès géol. intern. C. R. de la XII. session Canada 1913. S. 909 bis 924. 1 Taf. 6 Textf.
- Bertrand, P.**, 1914. Noté sur la présence du *Sphenopteris Bäumléri* Andreae dans le terrain houiller d'Aniche. Ann. soc. géol. du Nord. **43**. S. 162 bis 176. 1 Taf.
- Bertrand, P.**, 1919. Les zones végétales du terrain houiller du Nord de la France. C. R. Acad. d. Sc. Paris. **168**. S. 780—782.
- Bertrand, P.**, 1919. Relations des zones végétales  $A_1A_2$  et  $B_1B_2$  avec les niveaux marins du terrain houiller du Nord de la France. C. R. Acad. Sc. Paris. **168**. S. 952—955.
- Braun-Blanquet, J.**, 1919. Sur la découverte du *Laurus Canariensis* Webb. et Berth. dans les tufs de Montpellier. C. R. Acad. Sc. Paris. **168**. S. 950—952.
- Colani, M.**, 1917. Essai sur les flores tertiaires du Tonkin. Bull. Serv. géol. Indo-Chine, Hanoi-Haiphong. **4**. fasc. 1. 23 Taf.
- Depape, G. u. Carpentier, A.**, 1915. Sur quelques graines et fructifications du Westphalien du Nord de la France. Rev. génér. Botan. Paris. **32**. S. 321—335. 3 Taf.
- Florin, R.**, 1919. Eine Übersicht der fossilen *Salvinia*-Arten mit besonderer Berücksichtigung eines Fundes von *Salvinia formosa* Heer im Tertiär Japans. Bull. Geol. Inst. Univ. Upsala. **16**. S. 243—260. Taf. 11. 1 Textf.
- Fritel, R. H. und Viguiet, R.**, 1917. Sur les bois silicifiés d'Orsay et de Palaiseau (Seine et Oise). Bull. Soc. Géol. France. (4) **17**. S. 82—88. Taf. 7. 2 Textf.
- Grandori, L.**, 1915. Su di un seme mesozoico di *Pteridosperma* e sulle sue affinità con forme paleozoiche e forme viventi. Atti Accad. Veneto... Padua. **8**. S. 107—116. 1 Taf.
- Grandori, L.**, 1915. Sulle affinità delle *Pteropsida* fossili. Atti Accad. Veneto... Padua. **8**. S. 163—195. 1 Taf.
- Groves, J.**, 1920. A fossil Charophyte fruit. Geol. Mag. **7**. S. 126—127. 1 Textf.
- Hayasaka, J.**, 1915. Tertiary forest-floor with erect stumps-lately exposed in Sendai. The science reports Tōhoku imp. Univers. Sendai, Japan. Sec. ser. (Geology). **4**. S. 39—40. Taf. 10.
- Johnson, Th.**, 1917. *Spermolithus devonicus* gen. et sp. nov. and other peridosperms from the upper Devonian beds at Kiltorcan Co. Kilkenny. Sc. proc. of roy. Dublin Soc. S. 245—254. Taf. 9—14.
- Koiwai, K.**, 1915. Notes on a Plant Bed exposed at Sanjūnin-machi in Sendai. The science reports Tōhoku imp. Univers. Sendai, Japan. Sec. ser. (Geology). **4**. S. 43—45. Taf. 11. 5 Textf.

- Kryschtofowitsch, A.**, 1914. Letzte Funde von Resten der sarmatischen und mäotischen Flora im südlichen Rußland. Bull. Ac. imp. Sci. St. Petersburg. S. 591—602. 1 Taf. (Russisch.)
- Kryschtofowitsch, A.**, 1914. Beschreibung von Resten der Angiospermenflora in den Kreideablagerungen des Uralgebietes. Bull. Ac. Sc. St. Petersburg. S. 606—612. 1 Taf. 1 Textf.
- Kryschtofowitsch, A.**, 1915. Plant remains from Jurassic lake-deposits of Transbaikalia. Mém. soc. imp. russe minér., 2. sér. 51. S. 77—98.
- Kryschtofowitsch, A.**, 1915. Jurassische Pflanzen vom Flusse Tyrma (Amurland). Trav. Mus. Geol. Pierre le Grand. 8. S. 79—124. Taf. 1—7. (Russisch.)
- Kryschtofowitsch, A.**, 1918. Occurrence of the Palm, *Sabal nipponica*, n. sp., in the Tertiary Rocks of Hokkaidô and Kyûshû. Journ. Geol. Soc. of Tokyo. 25. S. 59—66. Taf. 41.
- Lemoine, P., Frau**, 1917. Contributions à l'étude des Corallinacées fossiles. IV. Sur la présence du *Lithophyllum amphiroaeformis* Rothpl. dans l'Albien de Vinport (Landes). Bull. Soc. géol. France. (4) 17. S. 233 bis 279.
- Lundquist, G.**, 1918. Variationstypen von *Baiera minuta* Nathorst. Geol. Fören. i Stockholm Förh. 40. S. 491—501. 1 Taf. 9 Textf.
- Matson, Ch. u. Berry, Edw. W.**, 1916. The Pliocene Citronelle Formation of the Gulf Coastal plain and its Flora. U. S. Geol. Surv. Washington Prof. Paper 98 L. S. 167—204. Taf. 32—47.
- Mayas, G.**, 1920. Funde neuer Pflanzenreste aus dem Culm von Chemnitz-Borna. 20. Bericht d. Naturw. Ges. zu Chemnitz. S. 55—73. 4 Taf.
- Morellet, L. u. J.**, 1917. Contribution à l'étude de la flore phycologique du Thanétien. C. R. Somm. Soc. Géol. France. S. 213—214.
- Morellet, L. u. J.**, 1917. Les Dasycladacées tertiaires de Bretagne et du Cotentin. Bull. Soc. géol. France. (4) 17. S. 362—372. Taf. 14.
- Morellet, L. u. J.**, 1918. Observations sur le *Clypeina* Michelin. Bull. Soc. Géol. France. (4) 18. S. 102—106. 1 Textf.
- Musper, Fr.**, 1919. Beitrag zur Deutung der Frage des Aufbaus des oberen weißen Jura in Schwaben. Jahresh. Ver. f. vaterl. Naturk. 75. S. 1 bis 18. 12 Textf.
- Niedel, Friedr.**, 1920. Ein Beitrag zur *Fayolia Sterzeliana* (Ch. E. Weiß) aus dem Ober-Culm von Chemnitz-Borna. 20. Bericht d. Naturw. Ges. zu Chemnitz. S. 49—54. 3 Textf.
- Niedel, Friedr.**, 1916. Neue Chemnitzer Funde von verkieselten Hölzern. 19. Bericht d. Naturw. Ges. Chemnitz. S. 68—74. Taf. 7.
- Osborn, H. F.**, 1917. Algonkian Bacteria and popular Science. „Science“, N. S. 46. S. 432—434. Textf. A—F.
- Post, L. v.**, 1918. Ett finiglazial granfynd isödra Värmland. (Ein endglazialer Fichtenfund in Süd-Värmland.) Geol. För. Förh. 40. S. 19 bis 25.
- Procházka, J. Sv.**, 1920. Etwas über sogenannte phytopalaeontologische Vergleichsherbarien. Herbarium. Leipzig. Nr. 51.
- Sangiorgi, D.**, 1916. Flora fossil dell'Imolese. Boll. Soc. Geol. Ital. 35. S. 279—302. Taf. 15.

- Sinnot, E. W.**, 1914. Some jurassic Osmundaceae from New-Zealand. *Ann. Bot.* **28**. S. 471—479. Taf. 37.
- Sterzel, J. T.**, 1918. Die organischen Reste des Kulms und Rotliegenden der Gegend von Chemnitz. *Abh. Sächs. Ges. Wissensch.* **35**. Nr. 5. VI u. S. 204—315. Taf. 1—15. 1 Textf.
- Stopes, M. C.** The „fern ledges“ carboniferous flora of St. John New-Brunswick. *Geol. Surv. Canada, Mem.* **41**. *Geol. Ser.* Nr. 38. 142 S. 25 Taf.
- Strauß**, 1920. Ein verkieselter Kletterfarn von Chemnitz-Hilbersdorf. **20**. Bericht d. Naturw. Ges. zu Chemnitz. S. 43—46. Taf. 3.
- Walcott, Ch. D.**, 1915. Discovery of Algonkian Bacteria. *Proc. Nat. Acad. Sc. Washington.* **1**. S. 256—257. 2 Textf.
- Watson, D. M. S.**, 1914. On the structure and origin of the ulodendroid scar. *Ann. Bot.* **28**. S. 482—498. Taf. 38.
- Yabe, H. u. Koiwai, K.**, 1917. Geological and geographical distribution of Gigantopteris. The science reports Tōhoku imp. Univ. Sendai, Japan. *Sec. Ser. (Geology).* **4**. S. 61—74. Taf. 15 u. 16. 1 Textf.
- Yehara, Sh.**, 1915. A Huge Fossil Tree-Stump, lately secured to the Geological Institute, Tōhoku Imperial University. The science reports Tōhoku imp. Univ. Sendai, Japan. *Sec. ser. (Geology).* **4**. S. 41—42. Taf. 10.

### 17. Problematica.

- Howchin, W.**, 1914. The occurrence of the genus *Cryptozoon* in the Cambrian of Australia. *Trans. and Proceed. Roy. Soc. South Austr. Adelaide.* **37**. S. 1—10. Taf. 1—5.
- Rosén, S.**, 1919. Über einige neue Problematica in einem fossilführenden Kalkstein aus dem nordschwedischen Hochgebirge. *Bull. Geol. Inst. Univ. Upsala.* **16**. S. 159—168. 4 Textf.
- Walcott, Ch. B.**, 1915. Notes sur les fossiles du calcaire du lac Stephock (Ontario). *Serv. Géol. du Canada, Ottawa.* **28**. 16 S. 2 Taf.







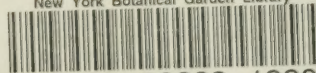








New York Botanical Garden Library



3 5185 00289 1990



